Katrin Grüber

Trophogene Grundlagen der Fortpflanzung bei Getreideblattläusen

Disbui. Tübingen
1987

AS-Verlag

UNIV.
LIBRARY
1962

AS

Trophogene Grundlagen der Fortpflanzung bei Getreideblattläusen

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

Katrin Grüber
aus Frankfurt/Main

1987

Tag der mündlichen Prüfung:	24. September 1987
Dekan:	Prof. Dr. W. Engels
1. Berichterstatter	Prof. Dr. W. Engels
2. Berichterstatter	Prof. Dr. K. Wöhrmann

© Copyright 1987 by AS-Verlag GmbH,
Pulvermühlstr. 3, 7400 Tübingen 1
Gesamtherstellung: Stuwedruck, Herrenberger Str. 75, 7400 Tübingen 1

Alle Rechte vom Verlag vorbehalten
Printed in Germany
ISBN 3-88773-098-4
DM 29.--

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde am Lehrstuhl für Entwicklungsphysiologie der Universität Tübingen angefertigt. Herrn Prof.Dr. Wolf Engels danke ich für die vertrauensvolle Überlassung des Themas sowie des Arbeitsplatzes und für die konstruktive Durchsicht des Manuskriptes.

Es ist mir nicht möglich, all die namentlich zu erwähnen, die mir auf die eine oder andere Weise geholfen haben, sei es durch aufmunternde Worte oder technische Hilfe bei Analysen. Ich weiß ihre Hilfe zu schätzen. Die Mitarbeiter des Lehrstuhls Entwicklungsphysiologie hatten immer ein offenes Ohr für meine Probleme und haben bereitwillig Diskussionen geführt. Stellvertretend seien erwähnt: Dr. Hannes Kaatz, Peter Rosenkranz, Anna Rachinsky, Dr. Tina Trenczek. Dr. Richard Fleig und Dr. Klaus Hartfelder danke ich für kritische und anregende Vorschläge bei der Verfassung des Manuskriptes. Mein besonderer Dank gilt Gisela Manz für ihre Hilfe, die nicht nur in technischer Hinsicht hervorragend war.

Die Feldversuche wären ohne die Betriebsleiter Heinrich Landes vom Hofgut Lautenbach sowie Peter Bosch aus Lustnau nicht möglich gewesen. Dr. Harald Stransky ermöglichte mir die Benutzung des Phytotrons und des Aminosäureanalysators am Lehrstuhl Pflanzenphysiologie.

Bei Prof. Hans-Michael Poehling sowie seiner Arbeitsgruppe möchte ich mich für die Hilfe bei der Aminosäureanalyse sowie vielen anregenden Diskussionen bedanken.

Ein Teil der Arbeit wurde in der Arbeitsgruppe von Prof. AFG Dixon, Norwich, England durchgeführt. Ich bin ihm und seinen Mitarbeitern für die vielen Anregungen dankbar, die ich während des Aufenthaltes erfahren habe. Dr. Angela Douglas verdanke ich viele wertvolle Tips bezüglich des Ansetzens von künstlichen Diäten. Von Dr. Chris Brough bekam ich die Idee, Gonaden und Soma der Blattläuse getrennt zu untersuchen.

Bei Bernd Ankenbauer möchte ich mich für seine Unterstützung und seine Geduld bedanken, die er mir während dieser Zeit entgegengebracht hat. Meinen Freundinnen und Freunden außerhalb der Universität, vor allem denen von amnesty international danke ich dafür, daß sie mich nie haben vergessen lassen, daß es auf der Welt nicht nur Blattläuse gibt.

Für die finanzielle Unterstützung danke ich meinen Eltern, der DFG sowie dem DAAD.

INHALT

I.	EINLEITUNG	1
1.	Blattläuse	1
1.1.	Biologie der Blattläuse	1
1.2.	Beziehung Pflanze - parasitierende Blattläuse	2
1.3.	Reproduktion von Blattläusen	5
1.4.	Streß bei Blattläusen	6
1.5.	Lipide als Energiereservoir von Blattläusen	6
1.6.	Blattläuse in der Landwirtschaft	7
2.	Arbeitsprogramm	10
II.	MATERIAL UND METHODEN	11
1.	Versuchstiere	11
2.	Chemikalien	11
3.	Methoden	14
3.1.	Behandlung der Versuchspflanzen	14
3.1.1.	Freilandversuch Lautenbach mit Winterweizen	14
3.1.2.	Freilandversuch Lustnau mit Winterweizen	15
3.1.3.	Wetterdaten Lautenbach und Lustnau	16
3.1.4.	Phytotronversuch mit Winterweizen	16
3.1.5.	Phytotronversuch mit Sommerweizen	16
3.1.6.	Klimakammerversuche mit Gerste	18
3.2.	Analyse von Winterweizen	19
3.2.1.	Nitratschnelltest an Winterweizen	19
3.2.2.	Aminosäureanalyse an Winterweizen	19
3.2.3.	Probennahme und Aufbewahrung	20
3.2.4.	Aufarbeitung	20
3.2.5.	Nachweis der einzelnen Aminosäuren	20
3.3.	Aminosäureanalyse an Sommerweizen	22
3.3.1.	Probennahme	22
3.3.2.	Probenaufbereitung	23
3.3.3.	Nachweis der einzelnen Aminosäuren	23
3.4.	Untersuchungen an Blattläusen	24
3.4.1.	Reproduktionsraten in Abhängigkeit von Stickstoffdüngung und Stadium der Wirtspflanze	24
3.4.2.	Mortalität, Wachstum und Reproduktion in Abhängigkeit von der Ernährungsqualität	24
3.4.3.	Versuchsansätze	24

3.4.4.	Gonadenzustand und Embryonen	26
3.4.5.	Nachkommen-Zahlen	27
3.4.6.	Lipidgehalt von Weibchen und ihren Gonaden	27
3.4.7.	Relative Wachstumsraten auf künstlichen Diäten	28
3.4.7.1.	Ansetzen der künstlichen Diäten	28
3.4.7.1	Bestimmung der relativen Wachstumsraten	29
3.5.	Statistische Auswertung	30
III.	ERGEBNISSE	31
1.	Wirkt sich unterschiedliche Stickstoffdüngung auf den Gehalt von Nitrat und freien Aminosäuren in Weizenpflanzen aus?	31
1.1.	Witterungsverlauf in Lautenbach und Lustnau	31
1.2.	Feldversuch Lautenbach	31
1.2.1.	Nitratgehalt der Pflanzen	31
1.2.2.	Freie Aminosäuren und ninhydrinpositive Substanzen	32
1.3.	Feldversuch Lustnau	35
1.3.1.	Nitratgehalt der Pflanzen	35
1.3.2.	Freie Aminosäuren und ninhydrinpositive Substanzen	
1.4.	Klimakammer-Versuche	40
1.4.1.	Freie Aminosäuren und ninhydrinpositive Substanzen	40
2.	Wird die Reproduktion von *Metopolophium dirhodum* ernährungsphysiologisch durch die Stickstoffversorgung der Wirtspflanze Sommerweizen beeinflußt?	44
2.1.	Freie Aminosäuren in Sommerweizen in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngung	44
2.2.	Reproduktionsbiologie von *Metopolophium dirhodum* in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngung	48
3.	Wie steuern Quantität und Qualität der Nahrung die Fortpflanzung von *Metopolophium dirhodum?*	49
3.1.	Nahrungsstreß während der Larvalentwicklung	49
3.1.1.	Überlebensrate und Entwicklungsdauer	49
3.1.2.	Zustand der Gonaden von Larven und präreproduktiven Adulten	51
3.1.3.	Lipidgehalt im Verlauf der Ontogenese	54
3.1.4.	Auswirkungen von Nahrungsstreß auf den allgemeinen Stoffwechsel	54
3.1.5.	Einfluß der Nahrungsqualität auf den allgemeinen Stoffwechsel	55
3.1.6.	Gewicht der Nachkommen	59
3.1.7.	Zahl und Verteilung der Nachkommen	60
3.2.	Nahrungsstreß bei Adulten	62
3.2.1.	Überlebensrate und Entwicklung	62
3.2.2.	Zahl der Nachkommen bei suboptimaler Ernährung	63

3.2.3.	Zahl der Nachkommen von hungernden Adulten	64
3.2.4.	Vergleich der Mortalität von *Sitobion avenae* und *Metopolophium dirhodum*	65
3.2.5.	Lipidgehalt von *M. dirhodum* und *S .avenae*	66
4.	Hängt das Wachstum bei *Metopolophium dirhodum* von der Aminosäurekonzentration in künstlichen Diäten ab?	67
4.1.	Wachstum auf Mangeldiäten	67
4.2.	Wachstum in Abhängigkeit von der Aminosäurekonzentration	69
IV.	**DISKUSSION**	71
1.	Methodenkritik	71
2.	Stickstoffdüngung und freie Aminosäuren in der Wirtspflanze	74
3.	Stickstoffdüngung und Entwicklung von Blattläusen	75
4.	Freie Aminosäuren als Nahrungsfaktor für Blattläuse	77
5.	Reaktion von Blattläusen auf die Nahrungsqualität	80
5.1.	Befall in Abhängigkeit von der Wirtseignung	80
5.2.	Nahrungsaufnahme und Wachstum in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität	80
5.3.	Abhängigkeit des Lipidgehaltes von der Nahrungsqualität	82
6.	Ernährungskontrolle mittels künstlicher Blattlausdiäten	83
7.	Generationsdauer, Mortalität und Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität	84
7.1.	Generationsdauer in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität	84
7.2.	Mortalitätsrate in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität	85
7.3.	Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität	88
7.3.1.	Zusammenhang zwischen Zahl der Ovariolen und Reproduktionsrate	88
7.3.2.	Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität während der Larvalentwicklung	89
7.3.3.	Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität während der Reproduktionsphase	91
7.3.4.	Bedeutung von Lipid für die Reproduktion	92
7.3.5.	Regulation der Reproduktion durch Juvenilhormon	93
8.	Fazit und Ausblick	94
V.	**ZUSAMMENFASSUNG**	97
	Summary	100
VI.	**LITERATUR**	103

d	Tag
DS	Düngungsstufe
g	Erdbeschleuningung
FG	Frischgewicht
h	Stunde
H-Tier = K-H-K	Hungertiere, d.h. Blattläuse, die auf Kompostpflanzen gehalten wurden und während des vierten Larvenstadiums gehungert hatten
K-Tier = K-K	Kontrolltiere, d.h. Blattläuse, die während der Larval- und Adultphase auf Komposterdepflanzen gehalten wurden
K-S	Blattläuse, die während der Larvalphase auf Komposterdepflanzen und während der Adultphase auf Sandpflanzen gehalten wurden
M	Molarität
N	Normaliät
s	Standardabweichung
$s_{\bar{x}}$	Standardabweichung des Mittelwertes
S-Tier = S-S	Blattläuse, die während der Larval- und Adultphase auf Sandpflanzen gehalten wurden
S-K-Tier	Blattläuse, die während der Larval- auf Sandpflanzen und während der Adultphase auf Komposterdepflanzen gehalten wurden
TG	Trockengewicht
$\bar{x}$	Mittelwert

Aminosäuren

AAA	α-Aminoadipinsäure	LYS	Lysin
ALA	Alanin	MET	Methionin
ASN	Asparagin	ORN	Ornithin
ASP	Asparaginsäure	PHE	Phenylalanin
GABA	γ-Aminobuttersäure	PRO	Prolin
GLN	Glutamin	SER	Serin
GLU	Glutaminsäure	THR	Threonin
GLY	Glycin	TRP	Tryptophan
ILE	Isoleucin	TYR	Tyrosin
LEU	Leucin	VAL	Valin

I. EINLEITUNG

1. Blattläuse

1.1. Biologie der Blattläuse

Seit der Entdeckung des polymorphen Generationswechsels der Blattläuse durch Bonnet (1745) ist dieses Phänomen Gegenstand vor allem entwicklungsphysiologisch und ökologisch ausgerichteter Untersuchungen. Die meisten Arten durchlaufen einen obligatorischen Generationswechsel mit parthenogenetischen Generationen während des Sommers und einer sexuellen Generation im Herbst. Die saisonalen Wirtswechsel vieler Aphiden in den gemäßigten Klimazonen und ihre diversen Fortpflanzungsstrategien sind aber in einer solchen Vielfalt ausgeprägt, daß für den Lebenszyklus von Blattläusen kein einheitliches Schema aufgestellt werden kann, sondern eine Reihe von Modellen entwickelt werden mußte (Dixon, 1976a). Bis heute ist für viele Arten ungeklärt, welche Rolle speziell bei der Steuerung der Reproduktion einzelne exogene Bedingungen wie Photoperiode, Wirtsfaktoren, Quantität und Qualität der Nahrung usw. haben und wie sie in endogene Reaktionen wie Wachstumsraten, polymorphe Differenzierungen, Fortpflanzungstyp und Vermehrungsraten umgesetzt werden (Dixon, 1985). Zusammen mit den Kasten bei sozialen Insekten, den Phasen bei Wanderheuschrecken, den saisonalen Flügelfärbungen bei Schmetterlingen und einer Reihe weiterer ähnlicher Polymorphismen sind die vielfältigen Entwicklungs- und Fortpflanzungsmöglichkeiten der Blattläuse als Ökomorphismen (de Wilde, 1975) einzustufen. Für zahlreiche Arten ist bekannt, daß die Ausprägung der Ökomorphen auf der Ebene des Individuums weitgehend hormonell reguliert werden (Nijhout & Wheeler, 1982). In allen Fällen spielt bei derartigen Entwicklungssyndromen die trophogene Basis eine große Rolle. Bislang relativ wenig beachtet wurden dabei die Zusammenhänge zwischen Ernährung und Reproduktion.

Bei Blattläusen verdient dieser Gesichtspunkt besondere Beachtung, da viele Arten zu einer Gradations-Entwicklung befähigt sind, deren Ursachen noch weitgehend unbekannt sind. Es liegt auf der Hand, solche Zusammenhänge bei Arten zu untersuchen, die als Schädlinge eine ökono-

mische Bedeutung erlangt haben. Im Bereich von Obst- und Gartenbau sowie in der Landwirtschaft sind Blattläuse in zunehmenden Maße vor allem in Monokulturen zu bedeutenden Schädlingen geworden. Getreideblattläuse haben in den letzten Jahren weltweit als Parasiten vor allem von Weizen, Gerste und Hirse beachtliche Schäden verursacht und aufwendige Bekämpfungsmaßnahmen notwendig gemacht (Kolbe, 1969; Basedow, 1976; Hanisch, 1980). Mögliche Schädigungen, die zum Ertragsverlust führen können, entstehen durch den Entzug von Phloemsaft, in dessen Folge die befallenen Pflanzenteile welken und absterben können oder aber durch die Übertragung von Viruskrankheiten. Außerdem bilden bei einem starken Befall die Exkrete der Blattläuse (Honigtau) einen idealen Nährboden für pflanzenpathogene Pilze.

1.2. Beziehungen Pflanze - parasitierende Blattläuse

Im Phloemsaft werden vor allem Kohlenhydrate und stickstoffhaltige Substanzen wie Aminosäuren transportiert. In geringer Konzentration sind u.a. Lipide, Vitamine und anorganische Substanzen enthalten. In den meisten Pflanzen machen Zucker den größten Anteil der transportierten Stoffe aus (Ziegler, 1975) mit einer Konzentration, die in Hölzern und krautigen Pflanzen zwischen 10-25% (Zimmermann, 1960; v. Dehn, 1961) liegt. Die Aminosäuren dagegen liegen im allgemeinen nur zwischen 0.03 und 0.4 % (Mittler, 1958a; Zimmermann, 1960; Ehrhardt, 1968a). Eine Ausnahme bildet der Phloemsaft in jungen Blättern von Erbsenpflanzen mit einen relativen Anteil von 4% (Barlow & Randolph, 1978).

Bei der Untersuchung der Zusammensetzung des Phloemsaftes wird die von Kennedy und Mittler (1953) entwickelte Aphidentechnik angewandt: der in einer Siebröhrenzelle steckende Blattlausrüssel wird abgeschnitten und das austretende Exudat aufgefangen . Diese Methode ist bei krautigen Pflanzen aufwendiger als bei Hölzern, weshalb die meisten Untersuchungen an Bäumen und Sträuchern durchgeführt wurden. An krautigen Pflanzen wurden stattdessen v.a. ganze Pflanzenteile analysiert (Auclair et al., 1957; Dixon, 1963; van Emden & Bashford, 1971; van Emden, 1977b; Prestidge & McNeill, 1983; Kowalski & Visser, 1983). Der aufgenommene Phloemsaft wird von den Blattläusen nur zum Teil verwer-

tet. So werden ca. 90 bis 99% der Kohlenhydrate wieder ausgeschieden (Kloft et al., 1965; Peel, 1975). Das Aminosäurespektrum des Honigtaus stimmt in vielen Fällen mit dem des Phloemsaftes überein, oft ist auch die Gesamtkonzentration nicht wesentlich geringer. In anderen Fällen wird bis zu 50% des aufgenommenens Stickstoffes verwertet (Mittler, 1958b; von Dehn, 1961).

Verschiedentlich wurde untersucht, ob Blattläuse in der Lage sind, je nach Qualität bzw. Quantität die Nahrungsaufnahme zu regulieren (Mittler, 1967; Harrewijn & Noordink, 1971, Hertel & Kunkel, 1976; Safe, 1980). Bragdon und Mittler (1963) zeigten, daß Aminosäuren gezielt resorbiert werden. Je nach Gehalt an stickstoffhaltigen Substanzen waren Aphiden in der Lage, mehr oder weniger Phloemsaft aufzunehmen und Honigtau abzugeben (Mittler, 1958b; Dixon, 1963).

Da sich Blattläuse ausschließlich von Phloemsaft ernähren, liegt es nahe, einen Zusammenhang zwischen der Resistenz von Pflanzen gegenüber diesen Parasiten und einer Zusammensetzung des Phloemsaftes zu suchen. Als wichtige Faktoren werden dabei die freien Aminosäuren angesehen (Auclair, 1963; McNeill & Southwood, 1978; Mattson, 1980). Für die landwirtschaftliche Praxis ist von Interesse, daß bei einigen Kulturpflanzen ein Zusammenhang zwischen dem Gehalt an freien Aminosäuren und der Resistenz gegenüber Blattläusen besteht. Anfällige Sorten enthielten höhere Konzentrationen an Aminosäuren als resistente (Auclair et al., 1957; Morvan, 1987).

Aphiden, die an krautigen Pflanzen parasitieren, verwerten ihre Nahrung wesentlich effizienter als die Spezies, die an Hölzern saugen. Dixon (1975) führt diese Tatsache darauf zurück, daß bei einem vergleichbaren Zuckergehalt beider Pflanzentypen die Konzentration von freien Aminosäuren in Bäumen und Sträuchern wesentlich niedriger ist. Ein anderer Hinweis, daß Aminosäuren eine wichtige Rolle in der Beziehung Pflanze - Parasit spielen, sind die saisonalen Konzentrationsunterschiede dieser Substanzen im Phloemsaft, die mit verschiedenen Reaktionen der Blattläuse korreliert sind. So führen die meisten Blattlausarten, die auf Hölzern parasitieren, einen Wirtswechsel durch oder legen eine Sommerruhe ein. Dies wird mit einer Anpassung an das schlechte Nahrungsangebot während des Sommers erklärt, denn während

dieser Zeit ist der Gehalt an freien Aminosäuren im Phloemsaft relativ niedrig. In der Wachstumsphase der Pflanzen im Frühling sowie während der Seneszenz im Herbst ist die Konzentration wesentlich höher.

Korrelationen zwischen der Konzentration von freien Aminosäuren im Wirt und biologischen Parametern der parasitierenden Blattläuse sind aber nicht immer eindeutig. So führte ein höherer Gehalt an Stickstoff bzw. Aminosäuren nicht in allen Fällen zu einer verstärkten Reproduktionsrate und damit zu einem erhöhten Populationswachstum (van Emden & Bashford, 1971).

Seit den 30er Jahren gibt es Versuche, Blattläuse auf künstlichen Diäten zu halten (Hamilton, 1930), aber erst in den 60er Jahren waren sie erfolgreich (Mittler & Dadd, 1962; Auclair & Cartier, 1963). Diese Methode ermöglicht die Untersuchung der Wirkung einzelner Aminosäuren unter standardisierten Bedingungen. Auf diese Weise wurden die für Blattläuse essentiellen Aminosäuren bestimmt, sowie entdeckt, daß einzelne Aminosäuren einen phagostimulierenden, andere einen phagodeterrenten Effekt ausüben, wobei dies für verschiedene Blattlausarten unterschiedlich ist. So hat z.B. Prolin auf *Aphis fabae* einen phagostimulierenden Einfluß (Leckstein & Llewellyn, 1974), auf *Acyrthosiphon pisum* dagegen wirkt es phagodeterrent (Srivastava et al., 1983).

Von verschiedenen Autoren wird die besondere Bedeutung der Aminosäuren Asparaginsäure und Glutaminsäure sowie ihrer Amide betont, da sie im Phloemsaft herausragende Komponenten sind (Ziegler, 1975) und eine zentrale Stellung im Aminosäurestoffwechsel einnehmen (Harrewijn, 1978). Van Emden (1973) geht davon aus, daß sie fast eine komplette Aminosäurediät ersetzen können.

Bei der Bewertung der Bedeutung der Aminosäuren in der Nahrung wird auch die Funktion der Endosymbionten diskutiert, die in den Mycetocyten im Fettkörper von Blattläusen leben. Inzwischen ist die Hypothese von Tóth (1942) widerlegt, daß die Symbionten in der Lage sind, Stickstoff aus der Luft zu fixieren (Smith, 1948; Mittler 1958b).

Aus dem Gesagten läßt sich schließen, daß bis heute nicht eindeutig geklärt ist, welche Rolle die freien Aminosäuren für Blattläuse haben.

Es gibt auch Hinweise darauf, daß sie für die Beziehung Wirt - Parasit nur eine untergeordnete Rolle spielen (Campbell et al., 1986).

1.3. Reproduktion von Blattläusen

Unter Langtagbedingungen bilden Aphiden parthenogenetische und vivipare Morphen mit einer schnellen Ontogenese aus. Adulte Blattläuse enthalten bereits sich entwickelnde Enkeltöchter. Dieses Ineinanderschachteln der Generationen (extreme Paedogenese) ist eine der Voraussetzungen für eine Massenvermehrung. So kann ein Weibchen, das im Frühjahr aus dem Ei schlüpft, theoretisch bis zum Ende des Jahres 512 Milliarden Nachkommen haben (Kennedy & Stroyan, 1959).

Die lebendgeborenen Larven durchlaufen vier Larvenstadien. Die Reproduktion setzt nicht direkt mit der Imaginalhäutung ein, sondern erst einen bzw. mehrere Tage später (reproduktive Verzögerung). Die Blattläuse leben auch nach der Reproduktionsphase noch einige Zeit. Nach Taylor (1975) wird die Zahl der Nachkommen beeinflußt durch

- die Zahl der Ovulationen während der Larvalzeit
- die Zahl Ovulationen während der Adultzeit
- die Resorption von Embryonen
- die Anzahl der Totgeburten
- die Mortalität von reproduzierenden Individuen

Während der Larvalzeit reifen die Embryonen heran. Schon die frisch geborenen Larven enthalten Ovariolen mit sich entwickelnden Eiern (Oseto & Helms, 1971). Es besteht Uneinigkeit darüber, ob die Entwicklung der Embryonen in den verschiedenen Ovariolen synchron oder asynchron verläuft (Uichanco, 1924; Bruslé, 1962). Aus der Viviparie ergeben sich Konsequenzen für die Entwicklung und Ernährung der Embryonen. So ist die prävitellogenetische Phase stark verkürzt und Vitellogenese und Choriogenese fehlen ganz (Büning, 1985). Über den Mechanismus der Ernährung der Embryonen liegen bis heute keine Untersuchungen vor.

1.4. Streß bei Blattläusen

Das Adultgewicht von Blattläusen ist u.a. vom physiologischen Zustand der Wirtspflanze abhängig (Chambers, 1979; Dixon, 1985) und mit Gewicht und Zahl der Nachkommen positiv korreliert. Schwerere Blattläuse haben schwerere Nachkommen und die Reproduktionsrate ist höher (Murdie, 1969; Dixon, 1970; Dixon & Wratten, 1971). Diese Zusammenhänge sind allerdings nur unter konstanten Bedingungen gültig. So reagierten Individuen von *Drepanosiphum platanoides* auf eine Erhöhung der Umgebungstemperatur mit einem verzögerten Einsetzen der Reproduktion und einer niedrigeren Reproduktionsrate. Offensichtlich bedeutete die Temperaturerhöhung Streß und die Blattläuse bekamen weniger Nachkommen, als nach ihrem Adultgewicht zu erwarten gewesen wäre (Wellings & Dixon, 1983).

Andere Autoren untersuchten Auswirkungen von Nahrungsentzug oder geringe Nahrungsqualität auf Blattläuse. Aphiden, die kurz nach der Geburt mangelhaft ernährt worden waren, hatten im Vergleich zu Kontrolltieren, niedrigere Wachstumsraten (van Emden, 1977a). Bei adulten Aphiden führte Nahrungsentzug zur Resorption von Embryonen sowie zu einer verringerten Bereitschaft, wieder an einer Pflanze zu saugen (Ward & Dixon, 1982; Leather et al., 1983).

1.5. Lipide als Energiereservoir von Blattläusen

Im Gegensatz zu anderen Tieren speichern Insekten Fette in Form von Triglyceriden. Diese haben den Vorteil, daß ihre Speicherform weniger voluminös ist als die von Kohlenhydraten (Glykogen). Außerdem wird bei der Oxidation mehr Energie/Gewichtseinheit und doppelt soviel Wasser freigesetzt wie bei Kohlenhydraten (Downer, 1985). Triglyceride sind also nicht nur Energie- sondern auch metabolischer Wasserspeicher. Letzteres ist ein wirksamer Schutz gegen Austrocknung. Dies mag vor allem bei Aphiden, die im Vergleich mit anderen Insekten eine relativ dünne Kutikula haben, von Vorteil sein .

Der Speicherort der Triglyceride ist der Fettkörper, dessen Lipidgehalt außerordentlich hoch sein kann, bei älteren Larven von *Phormia*

regia 53% (Wimer & Lumb, 1967), bei adulten Weibchen von *Pyrrhocoris apterus* 90% (Martin, 1969). Einige Autoren untersuchten nicht nur den Gesamtfettgehalt, sondern auch die Zusammensetzung. So sind bei *Leucophaea maderae* 90% der Lipide im Fettkörper Triglyceride (Gilbert, 1967a). Stevenson (1972) fand entsprechendes für *Prodenia eridiana*.

Wegen ihrer geringen Größe lagen bis jetzt nur Untersuchungen an intakten Blattläusen vor. Als erster untersuchte Timon-David (1930) den Fettgehalt einiger Aphidenarten: *Aphis rumicis* (L.) mit 7.5%, *Macrosiphum rosae* mit 6.5% und *Hyalopterus pruni* mit 6.2%. Lipid/ Frischgewicht. Einige Autoren untersuchten den Zusammenhang zwischen Energiereserve und Flugdauer von Alaten (Cockbain, 1961a; Liquido & Irwin, 1986), andere den zwischen Lipidkonzentration und der Generation (Dixon, 1975; Dixon, 1976; Dixon & Dharma, 1980). Generationen, die in Diapause gehen, legen einen größeren Energiespeicher an als die anderen (Dixon, 1975).

1.6. Blattläuse in der Landwirtschaft

In Europa sind im Getreideanbau drei Blattlausarten von ökonomischer Bedeutung: *Sitobion avenae*, *Metopolophium dirhodum* und *Rhopalosiphum padi*, wobei die letztere Art nur in Skandinavien häufig ist.

Seit langem ist bekannt, daß Blattläuse an Getreide parasitieren (Macquart, 1831); es kam aber nur sehr vereinzelt, unter extremen Witterungsverhältnissen, zu einer Massenvermehrung: 1893 in Deutschland (Klebahn, 1894), 1918 in Dänemark (Kolbe, 1969), 1946 und 1957 in England (Dean & Luuring, 1970) und 1953 in Finnland (Kolbe, 1969).

Dies hat sich in der letzten Zeit geändert. Seit etwa zwanzig Jahren sind in einigen Anbaugebieten regelmäßig Gradationen von Getreideblattläusen zu beobachten (Kolbe, 1969; Basedow, 1976; Hanisch, 1980), wobei dies vor allem auf *Sitobion avenae* zutrifft. Aber auch bei *M. dirhodum* kam es in drei Jahren zu einer Massenvermehrung (Carter et al., 1980). Es wurden Populationsdichten von 220 Tieren pro Halm beobachtet (Dixon, 1985).

Die Entwicklung vom unbedeutenden Parasiten zum ökonomisch wichtigen Schädling, gegen den routinemäßig Insektizide eingesetzt werden, wird von vielen Autoren mit Veränderungen in der Landwirtschaft in Beziehung gebracht, deren vorrangiges Ziel der Höchstertrag ist (Vickerman & Wratten, 1979; Carter et al., 1980; Hanisch, 1980; Thornback, 1983). So bezeichnete z.B. Franz (1982) die Massenvermehrung von Getreideblattläusen als "typisches Beispiel eines selbstgemachten Sachzwanges".

Zu diesen Veränderungen gehören u.a. der fehlende oder sehr eingeschränkte Fruchtwechsel (Schütte, 1979), großflächige Monokulturen (Kolbe, 1969) - so beträgt der Anteil von Getreide an den in der Bundesrepublik Deutschland angebauten Früchten fast 70 % (Hanf, 1986) und nicht zuletzt die Erhöhung der ausgebrachten Stickstoffdünger-Menge (Baranyovits, 1973). In England werden heute über 200 kg N/ha auf Getreidefelder ausgebracht, 1952 dagegen waren es nur 28 kg (Thornback, 1983). Während 1950/51 in der Bundesrepublik Deutschland 361 600 t Stickstoffdünger verbraucht wurden, waren es in den Jahren 1981/82 1 323 000 t (BML 1983).

In den vergangenen Jahren sind zahlreiche Untersuchungen über den Einfluß von Stickstoffdünger auf Getreideblattläuse durchgeführt worden. Dabei konnte die Hypothese, daß Stickstoff einen fördernden Einfluß auf Getreideblattläuse hat, nicht in allen Fällen bzw. nicht uneingeschränkt bestätigt werden.

So stellten Arant und Jones (1951) fest, daß sich *Schizaphis graminum* auf schwach gedüngtem Hafer stärker entwickelte als auf Pflanzen, denen hohe Mengen an Nitrat zur Verfügung standen. Zum gleichen Ergebnis kamen Henderson und Perry (1978), die diesen Zusammenhang damit erklären, daß eine hohe Nitratkonzentration im Phloemsaft einen hemmenden Einfluß auf die parasitierenden Blattläuse ausübt. *Schizaphis graminum* auf Sorghum wurde durch Stickstoffdüngung gefördert. Baran (1971) beobachtete ein Ansteigen der Vermehrungsrate von *Sitobion avenae* auf Weizen mit der Menge des ausgebrachten Düngers. Carillo und Mellado (1975), Dewar (1980) und Hanisch (1980) fanden in Freilanduntersuchungen die größten Populationen von *Metopolophium dirhodum* auf Pflanzen mit der höchsten Stickstoffstufe.

Schaefer et al. (1979) brachten die Massenvermehrung von *M. dirhodum* im Jahr 1979 mit der allgemeinen Steigerung der Menge des ausgebrachten Stickstoffdüngers in Verbindung. Während in Laborversuchen das Gewicht und die Reproduktionsrate von Getreideblattläusen mit der Menge des ausgebrachten Düngers stieg, war dies in Feldversuchen nicht so eindeutig (Thornback, 1983). Vereijken (1979) zeigte, daß die Vermehrungsrate von *Sitobion avenae* auf stark gedüngten Pflanzen höher war als auf weniger gedüngten, verbunden mit einer niedrigeren Rate von geflügelten Morphen an der Population, d.h. die Emigrationsrate wurde gesenkt. Gleichzeitig stieg aber die Mortalität auf der höchsten Düngungsstufe.

Bei der Bewertung des Einflusses von Stickstoffdünger auf die Anfälligkeit der Getreidepflanzen gegenüber Blattläusen muß berücksichtigt werden, daß z.B.auch Fungizide und Herbizide möglicherweise Pflanzeninhaltsstoffe verändern. Osmers (1979) beobachtete eine Veränderung der Aminosäurekonzentration im Phloemsaft von Weizen nach einer Applikation von Herbiziden. Schönbeck und Saur (1976) stellten eine Erhöhung des Anteils der freien Aminosäuren in Getreidepflanzen nach einer Behandlung mit einem Fungizid fest. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam auch Sagenmüller (1977). Eine zusätzliche Wirkung von Fungiziden bei gleichzeitiger Applikation von Stickstoffdünger ist die Verzögerung der Seneszenz in Wirtspflanzen. Möglicherweise steigt erst dadurch die Blattlauspopulation auf eine ertragsmindernde Dichte (Vereijken, 1979).

Autoren wie Behr (1974) und Hanisch (1980) weisen darauf hin, daß durch eine Stickstoffdüngung nicht nur die Konzentration der freien Aminosäuren beeinflußt, sondern allgemein die Anfälligkeit der Pflanzen verändert wird, z.B. weil durch das beschleunigte Wachstum die Zellwände dünner und die Zellen größer sind und damit das Pflanzengewebe weicher wird.

2. Arbeitsprogramm

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß durch eine erhöhte Stickstoffdüngung in vielen Fällen die Anfälligkeit von Getreide gegen die parasitierenden Blattläuse erhöht wurde. Bis jetzt ist nicht eindeutig geklärt, worauf eine erhöhte Anfälligkeit der Pflanzen nach Applikation von Stickstoffdünger beruht. Eine Hypothese ist, daß die Konzentration der freien Aminosäuren so verändert wird, daß der Wirt für die Blattläuse ein günstigeres Substrat bietet (Hanisch, 1980).

Diese Hypothese sollte in Freilandversuchen und unter Konstantbedingungen überprüft werden. Dabei sollte insbesondere untersucht werden, wie die verschiedenen Pflanzenteile auf eine erhöhte Stickstoffdüngung reagieren.

Dazu wurden Weizenpflanzen mit drei verschieden hohen Mengen an Stickstoffdünger behandelt. An verschiedenen Terminen wurden Proben entnommen und auf den Gehalt an freien Aminosäuren untersucht. Unter Konstantbedingungen wurde dann geprüft, wie sich die unterschiedlichen Düngerkonzentrationen auf die Fortpflanzung der Bleichen Getreideblattlaus *Metopolophium dirhodum* auswirkten.

Ein zweiter Schwerpunkt der Arbeit bestand in der Untersuchung des Effektes von Nahrungsstreß auf Entwicklung und Wachstum von Gonaden und Soma von *Metopolophium dirhodum*. Es wurde unterschieden zwischen einer kurzfristigen Periode ohne jegliche Nahrungsaufnahme oder einer längerfristigen Haltung auf Kümmerpflanzen. Dabei sollte auch im Detail die Verteilung von Lipid und hydrophilen Substanzen analysiert werden. Außerdem wurde die Bedeutung von Nahrungsstreß während der Larvalentwicklung und Imaginalzeit auf die Reproduktionsrate untersucht.

Anhand von künstlichen Diäten sollte der Frage nachgegangen werden, welche Bedeutung Aminosäuren für die Entwicklung der Bleichen Getreideblattlaus haben. Voll- sowie Mangeldiäten wurden Blattläusen im vierten Larvenstadium angeboten und ihre relative Wachstumsrate (van Emden, 1969) bestimmt.

II. MATERIAL UND METHODEN

1. Versuchstiere

Für die Laborversuche an Sommerweizen wurde ein Klon von *Metopolophium dirhodum* aus der institutseigenen Zucht entnommen. Drei Generationen vor Versuchsbeginn wurden junge Larven einzeln auf den Fahnenblättern von Sommerweizenpflanzen gekäfigt (Noble, 1958), damit sich Einflüsse der Düngung im Stoffwechsel und Reproduktionsverhalten der Blattläuse langfristig auswirken konnten.

Für die Untersuchungen an Gerste sowie auf künstlichen Diäten stammten die Versuchstiere aus der Laborzucht der Arbeitsgruppe von Prof. Dixon, Norwich. Es wurde hier mit Klonen von *Metopolophium dirhodum* sowie *Sitobion avenae* gearbeitet. Die in den ersten 24 h der Reproduktionsphase geborenen Larven wurden regelmäßig von Komposterdepflanzen abgesammelt und einzeln auf den zweiten Blättern von jungen Pflanzen gekäfigt (Noble, 1958). Auf diese Weise entwickelten sich nur aptere Adulte. Für Versuche, bei denen eine genaue Altersdatierung wichtig war, wurden die Larven in kürzeren Abständen abgesammelt. Spätestens mit Erreichen des Adultstadiums wurden die Blattläuse auf neue Pflanzen übertragen und dann jeweils wöchentlich umgesetzt.

2. Chemikalien

Aminosäurestandard	Benson Type A-N-B, Firma Biotronik
Dünnschichtplatten	SxS DC-Mikropolyamidfolie A 1700 15 x 15 cm , Schleicher und Schüll

Alle weiteren Reagentien für biochemische Analysen waren p.a. oder research grade der Firmen Merck, Serva oder Sigma.

Probenverdünnungspuffer pH 2,2 (Aminosäureanalyse)

0.15 N LiOH
0.1 M Zitronensäure
0.08 % Phenol
2 % Thiodiäthanol

Elutionspuffersystem (Aminosäureanalyse am Aminosäureanalysator)

A: pH 2.8
0.12 M LiOH
0.06 M Zitronensäure
7 % Methanol
0.06 % Brij
0.08 % Phenol

B: pH 3.2
0.12 M LiOH
0.06 M Zitronensäure
0.06 % Brij
0.08 % Phenol

C: pH 3.6
0.2 M LiOH
0.06 M Zitronensäure
0.06 % Brij
0.08 % Phenol

D: pH 4.0
0.2 M LiOH
0.06 M Zitronensäure
0.1 M LiCl
0.06 % Brij
0.08 % Phenol

E: pH 3.5
0.2 M LiOH
0.06 M Zitronensäure
0.1 M LiCl
0.06 % Brij
0.08 % Phenol

Ninhydrin
750 ml Äthylenglykolmonomethyläther
20 g Ninhydrin
240 ml Na-Acetat-Puffer pH 5.51
10 ml $TiCl_3$ 15 % in HCl auf 1 l aq.bidest.

Na-Acetatpuffer pH 5.51
1 M Na-Acetat
25 ml Eisessig auf 1 l aq.bidest.

Ringer
NaCl 5.2g
KCl 0.419g
$CaCl_2$ 0.331g auf 1 l aq.dest.

3. Methoden

3.1. Behandlung der Versuchspflanzen

3.1.1. Freilandversuch Lautenbach mit Winterweizen

Im Freiland sollte untersucht werden, wie sich verschieden hohe Mengen an Stickstoffdünger auf den Nitratgehalt in Winterweizen auswirkten und ob ein Zusammenhang zu der Aminosäurezusammensetzung und -konzentration in verschiedenen Pflanzenteilen gefunden werden konnte.

Tab.1 : Ausgebrachte Stickstoffdünger-Mengen in kg N /ha sowie Düngerform und Entwicklungsstadien des Winterweizens (WW) (Sorte Kanzler) in Lautenbach 1983 , HS = Harnstoff, KS = Kalkammonsalpeter, 25= Hauptbestockung, 29 = Ende der Bestockung, 55= Ähreschieben

Datum	8.3.	27.4.	6.5.	8.6.	Gesamt-
Düngerform	HS	HS	HS	KS	menge
Stadium des WW	-	25	29	55	
Düngungsstufe 1	70	-	-	-	70
Düngungsstufe 2	70	-	30	20	120
Düngungsstufe 3	70	50	-	60	180

1983 wurden auf dem Hofgut Lautenbach in der Nähe von Heilbronn Feldversuche mit Winterweizen (*Triticum aestivum L.*) der Sorte Kanzler durchgeführt. Die Versuchsparzellen mit einer Grundfläche von ca. 30 m^2 lagen auf einem Schlag, dessen Vorfrucht Hafer war. Ende April wurde das Herbizid Basagran plus eingesetzt. Anschließend wurden die Versuchsparzellen mit Pfosten begrenzt und waren deshalb nicht mehr

befahrbar. Es wurden keine weiteren Spritzungen vorgenommen.

In Tab. 1 sind die eingesetzten Stickstoffdüngermengen aufgeführt. Die Bestimmung der Entwicklungsstadien der Getreidepflanzen erfolgte nach dem allgemein gebräuchlichen Code von Zadoks et al. (1974).

3.1.2. Freilandversuch Lustnau mit Winterweizen

Parallel zu den Untersuchungen in Lautenbach wurden ab April 1983 Versuche an der Winterweizensorte Rector auf einem Hof in Lustnau bei Tübingen durchgeführt. Die Versuchsparzellen, deren Größe denen von Lautenbach entsprach, lagen auf einem Feld, dessen Vorfrucht eine Leguminose war. Als Dünger war Stallmist ausgebracht worden. In Tab. 2 sind die von mir zusätzlich verabreichten Mengen an Stickstoffdünger aufgeführt:

Tab. 2: Ausgebrachte Stickstoffdünger-Mengen in kg N /ha, Düngerform, Entwicklungsstadien des Winterweizens (WW) der Sorte Rector, Lustnau 1983, HS = Harnstoff, KS = Kalkammonsalpeter, 30 = Schoßbeginn, 51 = Beginn des Ährenschiebens

Datum	6.5.	7.6.	Gesamt-
Düngerform	HS	KS	menge
Stadium des WW	30	51	
Düngungsstufe 1	-	-	-
Düngungsstufe 2	30	20	50
Düngungsstufe 3	50	60	110

3.1.3. Wetterdaten Lautenbach und Lustnau

In Lautenbach wurden Temperatur und relative Feuchte von einer meteorologischen Station (1.5 m hoch) am Rande des Feldes ständig aufgezeichnet. Die tägliche Niederschlagsmenge wurde vom Betriebsleiter gemessen. Die Wetterdaten für das Neckartal bei Tübingen wurden vom Deutschen Wetterdienst, Klimaabteilung Stuttgart, zur Verfügung gestellt .

3.1.4. Phytotronversuch mit Winterweizen

Winterweizenpflanzen der Sorte Kanzler aus dem Versuchshof Lautenbach wurden 1983 im Stadium der Bestockung in zwei Reihen in 8 l Plastiktöpfe gepflanzt. In den Töpfen befand sich ein Erde-Rheinsand-Gemisch im Verhältnis 2:1 (Hanisch, 1980). Zur Befeuchtung der Erde wurde ein Docht durch den Topfboden mit einem Wasserrevoir verbunden und die Pflanzen regelmäßig von oben gegossen. Sie standen zunächst im Freien.

Pflanzen der zweiten Düngungsstufe, deren Blattscheide sich öffnete, wurden mit umgerechnet 30 kg N/ha behandelt. Als dritte Düngungsstufe wurde umgerechnet 50 kg N/ha ausgebracht. Zweimal wurde eine Fungizidbehandlung durchgeführt (Desmel, 0.05%), weil ein starker Pilzbefall, u.a. mit Mehltau, festgestellt wurde.

Ab dem 20.6. wurden die Pflanzen in eine Klimakammer gebracht und zwar in eine Phytotronzelle Typ VK2PH 5/200/5 der Firma Heraeus-Vötsch. Die Töpfe wurden auf den Boden gestellt, die Beleuchtungsintensität in Pflanzenhöhe betrug ca. 15 000 Lux mit einer Helligkeitsperiode von 16 h täglich einschließlich morgens und abends einer Stunde Dämmerung. Die Luftfeuchtigkeit war durchgängig 70%, die Temperatur in Pflanzenhöhe tagsüber 18°C, nachts 12°C.

3.1.5. Phytotronversuch mit Sommerweizen

Die Versuche an Sommerweizen (*Triticum aestivum L.*) wurden 1984/1985

in einem Phytotron des gleichen Typs durchgeführt. Die Luftfeuchtigkeit war tagsüber auf 55% eingestellt, nachts auf 70%. Die Lichtintensität in Höhe der Pflanzen, die auf höhenverstellbaren Tischen standen, betrug 20 000 Lux. Die Temperatur in Pflanzenhöhe betrug anfangs 18°C, später wurde sie auf 20°C angehoben, um die Klimakammerverhältnisse der Situation im Feld anzugleichen. Die Nachttemperatur war durchgängig auf 12°C eingestellt. Die Photoperiode bestand aus einem 16 h Langtag inklusive jeweils 1 h Dämmerung.

Die Düngungsversuche in der Klimakammer wurden an Sommerweizen der Sorte Selpek durchgeführt. Körner, die zwischen 0.03 und 0.04 g wogen, wurden zum Quellen in Wasser gelegt. Einen Tag später wurden jeweils 5 Körner pro Topf ausgesät. Es wurden die gleichen Plastiktöpfe wie im Vorjahr verwendet. Die Pflanzen wurden ausschließlich von oben gegossen.

Tab.3 : Mineralstoffdünger pro Topf im Klimakammerversuch 1985 an Sommerweizen

Dünger	Menge/ Topf(g)
$CaCO_3$	2.26
MgO	2.26
P_2O_5	4.52
K_2SO_4	1.67

Es wurde Nullerde (Firma Keck & Übele) verwendet, die vor der Aussaat mit den in Tab. 3 angegebenen Mineralstoffen versehen worden war. Die Düngung wurde nach der Vorschrift von Vereijken (1979) durchgeführt, die dort angegebene Menge wurde auf die Topfoberfläche umgerechnet. In Tab. 4 sind die Stickstoffdüngermengen (26% Ammoniumnitrat) aufgeführt.

Tab. 4: Ausgebrachte Stickstoffdünger-Menge und Entwicklungsstadien des Sommerweizens (Sorte Selpek), Klimakammer 1984/1985. Angaben in g/Topf (kg/ha), 25 = Hauptbestockung, 45 = Öffnen der Blattscheide

Datum Stadium des SW	20.10. -	12.11. 25	11.12. 45	Gesamt- menge
Düngungsstufe 1	0.348 (20)	0.696 (40)	- -	(60)
Düngungsstufe 2	0.696 (40)	0.696 (40)	0.696 (40)	(120)
Düngungsstufe 3	1.044 (60)	1.044 (60)	1.044 (60)	(180)

3.1.6. Klimakammerversuche mit Gerste

An der University East Anglia, Norwich in England führte ich Untersuchungen an *Metopolophium dirhodum* auf Gerste durch. Versuchsbedingungen (vor allem Temperatur) und Sorten wurden so gewählt, daß unter günstigen Bedingungen möglichst große Blattläuse herangezogen werden konnten.

Die Versuche wurden in einer Klimakammer unter Konstantbedingungen durchgeführt bei 15±1 °C, 3500 Lux und Langtag (16 h Licht, 8 h Dunkel). Für die Versuche wurden im Gewächshaus angezogene Gerstenpflanzen *(Hordeum vulgare)* der Sorte Trumpf verwendet. Ein Teil der

zweite Gruppe wurde auf nährstofffreiem Sand angezogen. Diese Pflanzen entwickelten sich nur bis zum 2-Blatt-Stadium, wobei das zweite Blatt sehr klein blieb.

3.2. Analyse von Winterweizen

3.2.1. Nitratschnelltest an Winterweizen

In regelmäßigen Abständen wurde auf den Versuchsparzellen der Höfe Lautenbach und Lustnau an den Winterweizenpflanzen der Nitratschnelltest durchgeführt, um die Versorgung der Pflanzen mit Stickstoff zu überprüfen.

Der Test beruht auf einem von Williams (1969) entwickelten Prinzip, bei dem Nitrat durch Schwefelsäure in Salpetersäure überführt wird. Diese oxidiert Diphenylamin zu einem blauen Farbstoff. Von jeweils zehn Weizenpflanzen wurden die Haupttriebe abgeschnitten und der Pflanzensaft von der Basis auf die Reagenzien getropft. Die Intensität der Blaufärbung wurde mit einer Farbskala mit den Werten 0 (kein Nitrat) bis 3 (maximale Versorgung) verglichen. Anschließend wurde von den Parallelproben der Mittelwert bestimmt.

3.2.2. Aminosäureanalyse an Winterweizen

Die freien Aminosäuren von Winterweizenpflanzen wurden analysiert, um Informationen über das Nahrungsangebot der parasitierenden Blattläuse zu bekommen. Da *Sitobion avenae* bevorzugt an der Ähre, *Metopolophium dirhodum* vor allem am Fahnenblatt saugt, wurden diese Pflanzenteile untersucht. Statt Phloemsaft wurde Pflanzengewebe analysiert. Nach van Emden (1966, 1977b) besteht für nicht aktiv wachsendes bzw. seneszentes Gewebe eine recht gute Korrelation zwischen der Zusammensetzung im Phloemsaft und dem umliegenden Gewebe.

3.2.3. Probennahme und Aufbewahrung

Von jeweils zehn Haupttrieben wurden die Fahnenblätter und Mittelrippen der Ähren von Winterweizenpflanzen gepoolt. Die Pflanzenteile wurden auf dem Feld bzw. in der Klimakammer abgeschnitten, auf Trockeneis gelegt und dann bei -70°C gelagert. Vor der Verarbeitung wurden sie gefriergetrocknet und in einer Schlegelmühle (Culatti MFG, Firma Jake und Kunkel GmbH und Co KG, 7813 Staufen) feingemahlen und gesiebt (Porendurchmesser 0.1 mm).

3.2.4. Aufarbeitung

Jeweils 0.5 g Blatt bzw. 0.5 g Mittelteil der Ähre wurden mit 20 ml Methanol /H_2O (8:2) kurz aufgekocht und anschließend für 30 Minuten in den Kühlschrank gestellt, um die Proteine auszufällen. Anschließend wurde bei 48000 g zentrifugiert. Der Überstand wurde abgenommen. Der Vorgang wurde mit 15 ml Methanol/H_2O (1:1) und mit 15 ml Methanol/H_2O (3:7) wiederholt. Die Überstände wurden vereinigt und die Lösungsmittel bei 60°C im Rotationsverdampfer entfernt. Anschließend wurden die Proben in Probenverdünnungspuffer aufgenommen (Pfretzschner, 1982; Krauss, 1983). Unlösliche Rückstände wurden durch Membranfilter mit 45 um Porendurchmesser (Sartorius) abgetrennt. Die Proben wurden bis zur Analyse bei -70°C gelagert.

3.2.5. Nachweis der einzelnen Aminosäuren

Die Bestimmungen wurden mit einem Aminosäureanalysator (Biotronic, 6001) durchgeführt. Die Aminosäuren wurden mittels Ionenaustausch-Flüssigkeitschromatographie getrennt und mit Ninhydrin nachgewiesen. Die Gerätedaten sind in Tab. 5, das Trennprogramm in Abb. 1 dargestellt.

Tab.5: Gerätedaten für das "Trennprogramm für physiologische Flüssigkeiten"

Harzbett	4 x 145 mm
Harz	BTC 4M
Vorwaschsäule	6 x 30 mm
Harz	BTC F
Pufferdurchflußrate	22ml/h
Ninhydrindurchflußrate	19ml/h
Temperatur T_1	39.6°C
Temperatur T_2	55.3°C

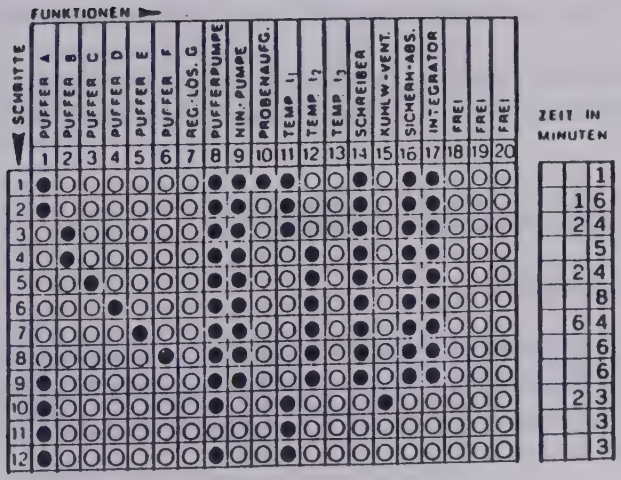

Abb. 1: Programmeinstellung "Trennprogramm physiologische Flüssigkeiten"

Die Retentionszeiten wurden von einem Rechner ausgegeben. Die Flächen von Peaks, die ausreichend von den benachbarten Peaks getrennt waren, wurden automatisch integriert. Die Bestimmung der Substanzen erfolgte durch Vergleich mit dem Aminosäurestandard für physiologische Flüssigkeiten (Benson, Type A-N-B). In diesem Standard sind folgende Aminosäuren sowie NH_3 und Harnstoff enthalten: Phosphoserin, Taurin, Phosphoethanolamin, Asparaginsäure, Hydroxyprolin, Threonin, Serin, Glutaminsäure, α-Aminoadipinsäure, Prolin, Glycin, Alanin, Citrullin, α-Aminobuttersäure, Valin, Cystin, Methionin, Cystathionin, Isoleucin, Leucin, Tyrosin, Phenylalanin, β-Alanin, β-Aminobuttersäure, γ-Aminobuttersäure, Ornithin, Lysin, 1-Methylhistidin, Histidin, 3-Methylhistidin, Tryptophan, Carnosin, Arginin. Dem Standard wurden die Amide Glutamin und Asparagin zugesetzt. Bis auf Hydroxyprolin und 1- und 3-Methylhistidin wurden alle ninhydrinpositiven Substanzen zugeordnet. Einige Peaks konnten mit Hilfe des Standards nicht identifiziert werden und blieben bei der Auswertung unberücksichtigt.

Um Geräteschwankungen und Intensitätsunterschiede des Ninhydrin-Reagenz auszugleichen, wurden nach jeweils sechs Läufen ein Standard gefahren. Von jeweils zwei aufeinanderfolgenden Standardläufen wurde der Mittelwert gebildet und die Proben dazwischen wurden auf diesen Wert bezogen. Nicht ausreichend getrennte Peaks sowie Prolin wurden mit Hilfe des Videoplan-Meßprogramms (IBAS, Kontron) ausgewertet. Jede Probe wurde zwei- bzw. dreimal analysiert und das Mittel gebildet.

3.3. Aminosäureanalyse an Sommerweizen

3.3.1. Probennahme

Je 12 Haupttriebe wurden abgeschnitten, das Fahnenblatt sowie die Mittelrippe der Ähre wurden einzeln gewogen und dann sofort in flüssigem Stickstoff eingefroren. Bis zu Aufbereitung wurden die Proben bei -70°C aufbewahrt.

3.3.2. Probenaufbereitung

Da kein Pool, sondern die Pflanzen einzeln untersucht wurden, wurden die Aminosäuren mit einer sehr empfindlichen und schnelleren Analyseverfahren nachgeweisen. Zur Probenaufbereitung wurden die Pflanzenteile nicht mehr gefriergetrocknet und dann gemahlen, sondern in flüssigem Stickstoff zermörsert. Die Extraktion erfolgte, wie unter 3.2.4. beschrieben, allerdings mit geringeren Lösungsmittelmengen.

3.3.3. Nachweis der einzelnen Aminosäuren

Die Trennung und Detektion wurde nach einer Methode von Briel & Neuhoff (1972) mit geringen Abweichungen (Poehling, persönliche Mitteilung) durchgeführt. Der Nachweis erfolgte mit dem Fluoreszenz-Farbstoff Dansylchlorid.

Aliquots der Extrakte wurden mit Phenylglycin als internem Standard versetzt, anschließend wurde Aceton zugegeben, die ausgefällten Proteine wurden abzentrifugiert, der Überstand mit K_2CO_3-Puffer (pH 9.5) vermischt und mit Dansylchlorid versetzt. Die Dansylierung wurde nach 30 Minuten durch Zugabe von Diäthylamin gestoppt.

Aliquots wurden gefriergetrocknet und in 10 % Eisessig in Aceton gelöst. Ein Teil dieser Lösung wurde auf TLC-Platten aufgetragen und folgendermaßen entwickelt:

Vorlauf: (zur Entfernung von Salzen): H_2O,
1.Dimension: Toluol/Eisessig 80:20 (v:v),
2.Dimension: 2% Eisessig in H_2O.

Die Chromatogramme wurden am Computer der Arbeitsgruppe Neurochemie im MPI für Experimentelle Medizin in Göttingen, mit Hilfe des Programms Micsep. vom 11.10.1985 ausgewertet.

Folgende Substanzen wurden eindeutig identifiziert:
Alanin, Glutamin, Tyrosin, Glutaminsäure, Prolin, Serin, Asparaginsäure, Tryptophan, Glycin, Ornithin, Lysin, Methionin, Phenylalanin, γ-

Aminobuttersäure, Valin, Leucin, Isoleucin.

3.4. Untersuchungen an Blattläusen

3.4.1. Reproduktionsraten in Abhängigkeit von Stickstoffdüngung und Stadium der Wirtspflanze, dem Sommerweizen

Die Reproduktionsbiologie von *Metopolophium dirhodum* in Abhängigkeit von der Wirtspflanze mit Dünger und ihren verschiedenen Wachstumsstadien wurde untersucht, um zu überprüfen, inwieweit ein Zusammenhang bestand zwischen der Konzentration der freien Aminosäuren in den Wirtspflanzen und der Reproduktionsrate von *Metopolophium dirhodum*. An zwei Terminen wurden Larven, die maximal 24 Stunden alt waren, einzeln auf Fahnenblättern von Sommerweizenpflanzen gekäfigt, die mit unterschiedlich hohen Mengen an Stickstoff behandelt worden waren. Die Zahl der Nachkommen in den ersten sieben Tagen der Reproduktionsphase wurde bestimmt.

3.4.2. Mortalität, Wachstum und Reproduktion in Abhängigkeit von der Ernährungsqualität

In diesem Schwerpunkt der Arbeit sollte der Einfluß von Nahrungsstreß auf die Reproduktionsbiologie der Bleichen Getreideblattlaus untersucht werden. Extreme Versuchsbedingungen wurden zum einen durch Nahrungsentzug und zum anderen durch die Haltung auf Kümmerpflanzen erzeugt. Der Zustand der Gonaden und die Zahl der Nachkommen wurden als Parameter ausgewertet.

3.4.3. Versuchsansätze

Blattläuse wurden während der Larvalzeit und in der Adultphase auf Gerstenpflanzen unterschiedlicher Qualität gehalten. Außerdem wurden Hungerversuche an Larven im letzen Larvenstadium sowie bei Adulten direkt nach der Imaginalhäutung durchgeführt. Dazu wurden die Blattläuse in Glasröhrchen (0.5 x 4 cm) gehalten, die feuchtes Filterpapier

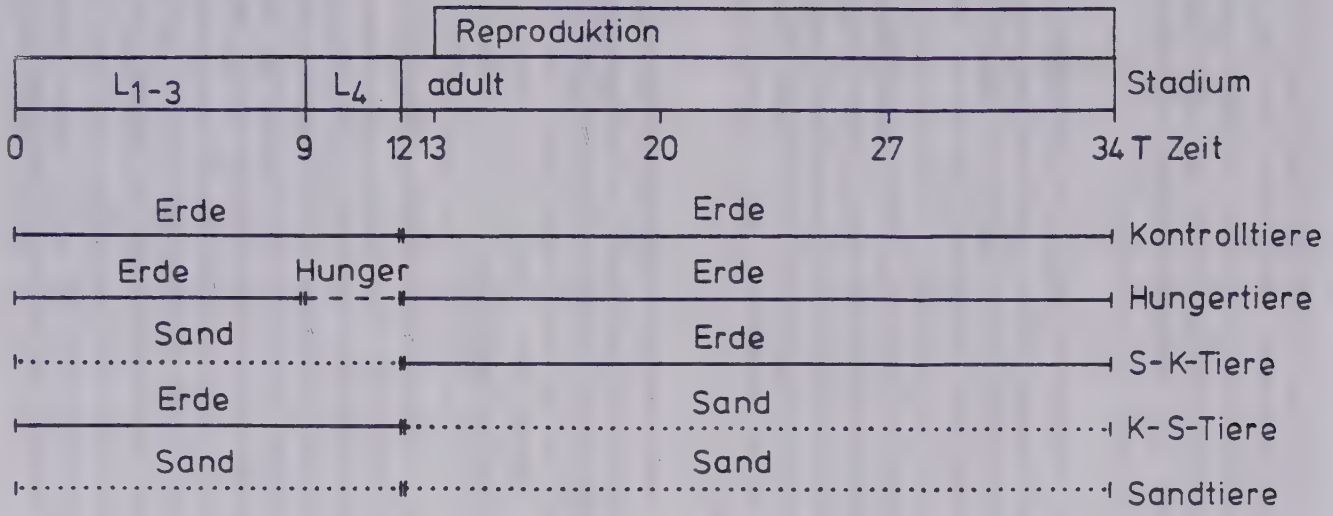

Abb.2 : Stadienfolge und Dauer der einzelnen Stadien von Metopolophium dirhodum von der Geburt bis zum Versuchsende nach 34 Tagen (T) sowie Versuchsbedingungen während dieser Zeit. Als Kulturpflanzen wurden Komposterdepflanzen (K) oder Sandpflanzen (S) verwendet.

enthielten, um eine hohe Luftfeuchtigkeit zu garantieren. Nach Beendigung der Hungerphase wurden die Blattläuse auf Kompostpflanzen übertragen. Nach 24 Stunden wurde, als Maß für ihre Vitalität, kontrolliert, ob die Tiere angefangen hatten, zu saugen. Nach jedem Transfer sowie 8 Tage später wurden die Tiere auf einer CAHN-Mikroelektronikwaage (Genauigkeit 0.1 ug) gewogen.

Die Behandlungen wurden auf verschiedene Weise kombiniert, um die Bedeutung der Nahrungsqualität in der Larval- sowie Adultphase auf die Reproduktion zu untersuchen. In Abb.2 sind die unterschiedlichen Kombinationen für *Metopolophium dirhodum* dargestellt.

Um eine Veränderung im Laufe des letzten Larvenstadiums festzustellen, wurden Larven, die auf Komposterdepflanzen gehalten worden waren, sowie Adulte (nach Hunger und Wachstum unter optimalen Bedingungen) für die Untersuchung der Gonaden sowie zur Lipidbestimmung verwendet. Bei Blattläusen, die auf Sandpflanzen gehalten wurden, wurden nur Adulte untersucht.

Sitobion avenae wurde nur in eingeschränktem Maße untersucht. Blattläuse dieser Art wurde ausschließlich auf Komposterdepflanzen gehalten und Hungerversuche wurden nur an Adulttieren durchgeführt.

3.4.4. Gonadenzustand und Embryonen

Die Gonaden von L 4- Larven sowie präreproduktiven Adulten von *Metopolophium dirhodum* wurden unter dem Stereopräparationsmikroskop bei 16facher Vergrößerung präpariert. Die Larven stammten ausschließlich von Komposterdepflanzen, die Adulten dagegen waren unterschiedlichen Behandlungen unterzogen worden. Mit CO_2 betäubte Tiere wurden in Ringer übertragen und mit einer feinen Pinzette zwischen Kopf und Thorax festgehalten. Mit einer Minutiennadel wurde die Kutikula am Hinterende nahe der Cauda vorsichtig eingeritzt, bis die Gonaden heraustraten und mit einer weiteren Pinzette leicht auf einen Objektträger übertragen werden konnten. Anschließend wurden unter dem Mikroskop (Watson) bei 80facher Vergrößerung die Zahl der Ovariolen, der Embryonen sowie die Anzahl der reifen Embryonen gezählt. Letztere sind

leicht daran zu erkennen, daß sie rote Augen haben.

Die Länge der basalen Embryonen wurde mit Hilfe eines Mikrometereinsatzes gemessen. Aus den Meßwerten aller basalen Embryonen einer Blattlaus wurde der Mittelwert gebildet.

3.4.5. Nachkommen-Zahlen

Adulte wurden maximal drei Stunden nach der Häutung auf Kompostpflanzen übertragen. Die Nachkommen, die in den ersten 24 Stunden der Reproduktionsphase geboren wurden, wurden einzeln gewogen, bevor sie angefangen hatten, zu saugen. Bei allen Behandlungen wurde die wöchentliche Reproduktionsrate bestimmt. Nach der Zählung wurden die Mütter auf eine neue Pflanze gesetzt. Nur die Ergebnisse der Blattläuse, die bis zum Ende des Experiments überlebten, wurden berücksichtigt.

3.4.6. Lipidgehalt von Weibchen und ihren Gonaden

Insekten speichern vor allem Fette in Form von Triglyceriden (Downer, 1985). Da sich *Metopolophium dirhodum* als sehr widerstandsfähig gegen Nahrungsentzug erwiesen hatte, sollte überprüft werden, inwieweit diese Toleranz mit dem Fettgehalt zusammenhing. Außerdem sollte im Detail die Verteilung von Lipiden in Gonaden und Soma der Blattläuse untersucht werden.

Die Gonaden von L 4-Larven sowie jungen Adulten von *Metopolophium dirhodum* wurden in aq. dest. präpariert. Dazu wurden die Mütter auf ein kleines Stück Alumiumfolie mit bekanntem Gewicht gelegt und die Ovariolen in der oben beschriebenen Weise herauspräpariert. Sie wurden mehrmals in aq. dest. gewaschen und auf ein weiteres Stück Folie übertragen. Dadurch war es möglich, den Lipidgehalt sowie das fettfreie Trockengewicht der Gonaden sowie der Mütter parallel zu bestimmen.

Die Analyse wurde nach der Methode von Cockbain (1961a) durchgeführt,

die geringfügig abgewandelt wurde. Die Folien wurden bei 37°C getrocknet, bis ein konstantes Gewicht erreicht war. Dann wurden sie zwei Tage lang in Chloroform/Methanol (2:1) extrahiert. Das Lösungsmittel wurde 2x täglich gewechselt. Nach der Extraktion wurden die die Folien erneut bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und dann gewogen. Nach der gleichen Methode wurde auch der Lipidgehalt von intakten präreproduktiven Adulten von *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae* bestimmt. Die Versuchstiere beider Arten wurden bis zur Analyse auf Kompostpflanzen gehalten.

3.4.7. Relative Wachstumsraten auf künstlichen Diäten

Durch die Experimente an *Metopolophium dirhodum* auf Gerste konnte ein Versuchsystem etabliert werden, das auch auf künstliche Diäten übertragen werden konnte. Dadurch war es möglich, gezielt die Wirkung verschiedener Substanzen auf das Wachstum von Larven im letzten Larvenstadium zu untersuchen. Im Gegensatz zur Haltung an Pflanzen ist die Zusammensetzung der künstlichen Diät genau bekannt und kann gezielt verändert werden. Es wurde getestet, wie sich das Fehlen bestimmter Substanzen auf das Wachstum von *M. dirhodum* im letzten Larvenstadium auswirkte. Außerdem wurden die Wachstumsraten in Abhängigkeit von der Aminosäurekonzentration bestimmt.

3.4.7.1. Ansetzen der künstlichen Diäten

Als Diät wurde die von Mittler und Koski (1976) für *Myzus persicae* verwendete Volldiät verwendet, da in Vorversuchen gezeigt werden konnte, daß sich *M.dirhodum* bereitwillig auf dieser Diät niederließ und sich auch weiterentwickelte. Das Ansetzten der Diäten erfolgte mit einigen Abweichungen nach Angela Douglas (pers. Mitteilung). So wurde statt Parafilm Nescofilm verwendet, da sich letzterer leichter dehnen läßt und die Sterilisation des Filmes erfolgte in 100% Ethanol. Bis auf Wasser- und Saccharosediäten wurde alle Diäten jeweils frisch angesetzt, da nach Douglas (pers. Mitteilung) das Verwenden von wiederaufgetauten Diäten zu Ergebnisschwankungen führt. Da die Qualität des Wassers eine zentrale Rolle bei der Zubereitung von Diäten spielt

(Adams & van Emden, 1972) wurde aq.bidest verwendet, das zusätzlich durch Millipak 50 (Porengroße 22 um) gefiltert wurde.

Als Mangeldiäten wurden aq. bidest und eine 15%-Saccharoselösung angeboten. Diese Konzentration wurde gewählt, weil sie der Standarddiät entsprach. Ausgehend von dem von Mittler und Koski (1976) angegebenen Rezept wurde die Aminosäurekonzentration variiert [0%, 2.45% (= Standard), 4.9% und 7.3%]. Der pH-Wert wurde mit Zitronensäure und K_2HPO_4 auf 6.8 eingegestellt. Die in der Standarddiät enthaltene Menge an Amino-N wurde zum einen durch die äquivalente Menge an Glutamin, zum anderen durch die Menge an Glutamin/Asparagin im Verhältnis 4:1 ersetzt, um die Hypothese zu überprüfen, daß diese Amide andere Aminosäuren ersetzen können.

3.4.7.2. Bestimmung der relativen Wachstumsraten

Um die verschiedenen Behandlungsmethoden vergleichen zu können, wurde die mittlere relative Wachstumsrate (rgr= relative growth rate) bestimmt (van Emden, 1969). Blattläuse wurden zu Beginn (also nach der Häutung zu L4) und nach Beendigung des Versuchs (nach der Imaginalhäutung) auf einer Sauter-Torsionswaage 420 gewogen und die rgr nach folgender Gleichung bestimmt:

$$rgr = \frac{\ln [\text{Endgewicht (ug)}] - \ln [\text{Ausgangsgewicht (ug)}]}{\text{Zahl der Untersuchungstage (T)}}$$

Es wurden nur die Blattläuse in die Untersuchung einbezogen, die sich spätestens nach 3.5 Tagen gehäutet hatten, da damit zu rechnen war, daß die Qualität der Diät anschließend stark verschlechtert war (Kunkel, 1977).

Es wurde regelmäßig überprüft, ob die Blattläuse auf dem Diätstropfen saßen. Dies ergab einen Hinweis auf die Attraktivität der Diät. Dagegen konnte nicht festgestellt werden, ob die Blattläuse auch tatsächlich saugten. Die Diäten befanden sich in einer Pflanzenanzuchtschale mit Plastikdeckel. Eine relative Luftfeuchtigkeit von 70% wurde mit

einem Behälter, der eine gesättigte NaCl-Lösung enthielt, erzeugt. Die Versuche wurden in einem Konstantraum bei 15°C und 70% relative Luftfeuchtigkeit durchgeführt.

3.5. Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte nach Sachs (1976) sowie Lienert (1978). In Tab. 6 sind die durchgeführten Tests sowie die Art der Durchführung aufgelistet.

Tab.6 : Statistische Tests

Test	Art der Durchführung
U-Test	Progr.CPC.865, VAX/VMS, Version V.43 der University of East Anglia sowie das Statistik-Programm Stat 1 zum IBAS I, Zeiss-Kontron
Kruskal-Wallis	Progr. CPC.865
Rank-Spearman-Korrelation	Taschenrechner
Craddock-Flood	Taschenrechner

III. ERGEBNISSE

---

1. Wirkt sich unterschiedliche Stickstoffdüngung auf den Gehalt von Nitrat und freien Aminosäuren in Weizenpflanzen aus?

1.1. Witterungsverlauf in Lautenbach und Lustnau 1983

Der Witterungsverlauf des Jahres 1983 war in Lautenbach und Lustnau zu Anfang des Jahres durch hohe Niederschläge und niedrige Temperaturen gekennzeichnet. In den Monaten Juni und Juli fiel dagegen kaum Regen und die Temperaturen waren sehr hoch. Wegen der im späteren Verlauf heißen und trockenen Witterung trocknete der Weizen sehr früh aus, konnte also auch nur eine begrenzte Zeit Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen, und führte deshalb eine Notreife durch. Es ist davon auszugehen, daß sich das Wetter insgesamt ungünstig auf die Freilandversuche auswirkte.

Die geplante Untersuchung der Populationsentwicklung der Getreideblattläuse *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae* mußte ausfallen, da sie zu spät auf dem Feld erschienen und nur in ausgesprochen kleinen Mengen die Pflanzen besiedelten. Deshalb konnte nur die Untersuchung des Nitratgehaltes an der Basis der Pflanzen sowie der freien Aminosäuren im Pflanzengewebe von Winterweizen zu verschiedenen Stadien und nach unterschiedlicher Düngung durchgeführt werden.

1.2. Feldversuch Lautenbach

1.2.1. Nitratgehalt der Pflanzen

In den Freilandversuchen wurde mit Hilfe des Nitratschnelltests überprüft, inwieweit ein Zusammenhang zwischen der Menge des ausgebrachten Stickstoffdüngers und dem Gehalt an Nitrat an der Basis des Halmes bestand. Der Vergleich der drei Düngungsstufen (Abb. 3) zeigte eine durchgehend geringe Stickstoffversorgung derjenigen Pflanzen, die auf nicht gedüngtem Boden kultiviert wurden. Erst die Düngung am 8.6.

wirkte sich dahingehend aus, daß die gedüngten Pflanzen mehr Nitrat enthielten als die ungedüngten, wobei die Unterschiede zwischen den Düngungsstufen signifikant waren.

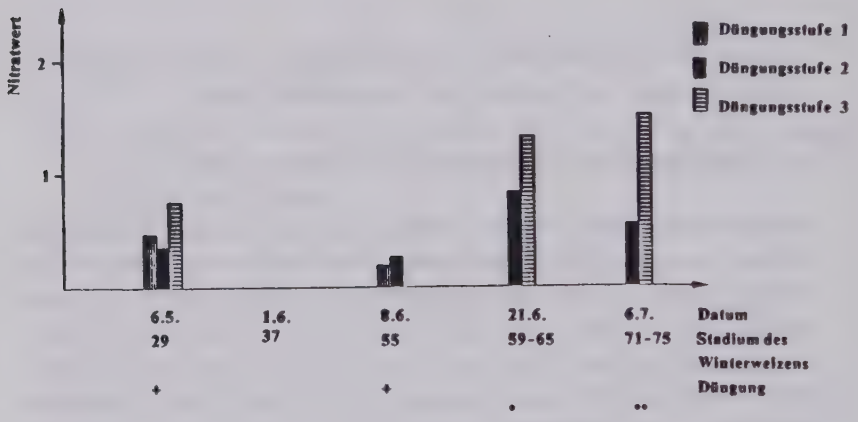

Abb. 3: Versorgung von Winterweizenpflanzen (Sorte Kanzler) mit Nitrat nach Ausbringung unterschiedlicher Mengen von Stickstoffdünger; Lautenbach, 1983. Nachweis durch den Nitratschnelltest, p-Werte (Craddock & Flood): * = $p < 0.001$, ** = $0.01 \leq p \leq 0.02$

1.2.2. Freie Aminosäuren und ninhydrinpositive Substanzen

Fahnenblätter und Ähren von Weizenpflanzen, die mit unterschiedlichen Mengen an Stickstoffdünger kultiviert worden waren, wurden auf ihren Gehalt an freien ninhydrinpositiven Substanzen (Aminosäuren, Ammoniak und Harnstoff) untersucht. Da nach Kowalski & Visser (1983) nicht nur die Gesamtmenge, sondern auch das Verhältnis von proteinogenen Aminosäuren zu den übrigen ninhydrinpositiven Substanzen für die Anfälligkeit der Weizenpflanzen gegenüber Blattläusen eine Rolle spielt, wurde dieses Verhältnis getrennt berechnet.

Tab. 7: Ninhydrinpositive Substanzen, proteinogene Aminosäuren, sowie Anteil der proteinogenen Aminosäuren an den ninhydrinpositiven Substanzen in Fahnenblättern und Ähren von Winterweizen (Sorte Kanzler) verschiedener Düngungsstufen (DS); Lautenbach 1983; Stadium des Weizens: Milchreife
I = Summe der ninhydrinpositiven Subst. (mMol/g TG)
II = Summe der prot. Aminosäuren (mMol/g TG)
III = Anteil von II an I (%)

	Fahnenblatt			Ähre		
	I	II	III	I	II	III
DS 1	47.59	31.47	66.12	8.81	5.03	57.09
DS 2	47.45	31.12	65.58	34.15	27.07	79.26
DS 3	62.48	46.34	74.16	22.33	16.30	72.99

Den folgenden Aussagen kommt nur eine eingeschränkte Bedeutung zu, da die Ergebnisse Einzelmessungen darstellen. Wie Tab. 7 zeigt, lag der Gesamtgehalt an ninhydrinpositiven Substanzen der ungedüngten Variante unter dem der höchsten Düngungsstufe. Dies galt sowohl für das Fahnenblatt als auch die Ähre. Es zeigte sich, daß eine erhöhte Nitratmenge eine Erhöhung des Anteils an proteinogenen Aminosäuren bewirkte.

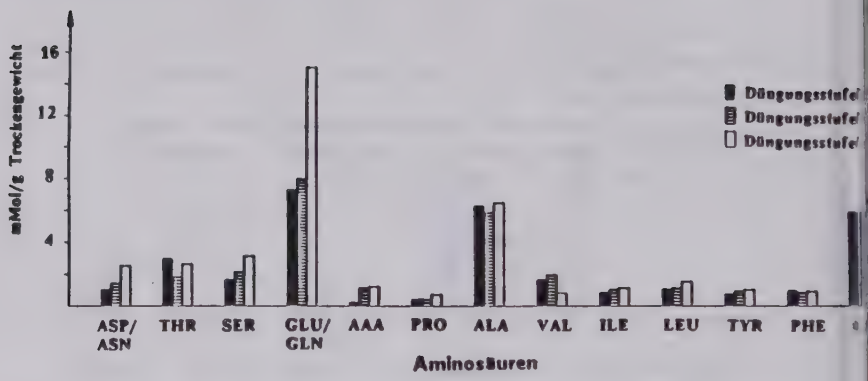

Abb. 4: Die dominanten freien Aminosäure (mMol/g Trockengewicht) in Fahnenblättern von Winterweizen (Sorte Kanzler) verschiedener Stickstoffdüngungsstufen; Lautenbach 1983

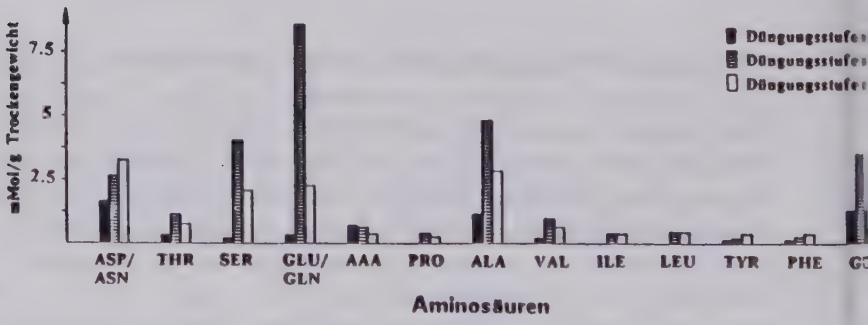

Abb. 5: Die dominanten freien Aminosäuren (mMol/g Trockengewicht) in Ähren von Winterweizen (Sorte Kanzler) verschiedener Stickstoffdüngungsstufen; Lautenbach 1983

Wie aus Abb. 4 hervorgeht, war dies im Fahnenblatt vor allem auf die höhere Konzentration von Glutamin und Glutaminsäure zurückzuführen, während in der Ähre der Gehalt aller proteinogenen Aminosäuren gleichmäßig erhöht war (Abb. 5). Fahnenblätter von Weizen der unteren und der mittleren Düngungsstufe enthielten eine ähnliche Konzentration an ninhydrinpositiven Substanzen und freien Aminosäuren, die der obersten Düngungsstufe enthielten mehr stickstoffhaltige Substanzen. Weizen der mittleren Düngungsstufe enthielt in der Ähre eine höhere Gesamtkonzentration als die übrigen Varianten. Eine Düngung führte in diesem Fall zu einer Erhöhung des Anteils der proteinogenen Aminosäuren, denn Ähren der ungedüngten Variante enthielten deutlich weniger dieser Substanzen.

1.3. Feldversuch Lustnau

1.3.1. Nitratgehalt der Pflanzen

Bei der ungedüngten Variante war bis auf eine Ausnahme kaum Nitrat in den Pflanzen nachzuweisen (Abb.6). Mit steigender Stickstoffdüngung stieg auch der Gehalt an Nitrat in den Pflanzen an. Die Unterschiede waren bis auf die am 7.6. genommenen Proben signifikant. Bei der höchsten Düngungsstufe konnte ab dem 20.6. von einer optimalen Versorgung mit Nitrat gesprochen werden.

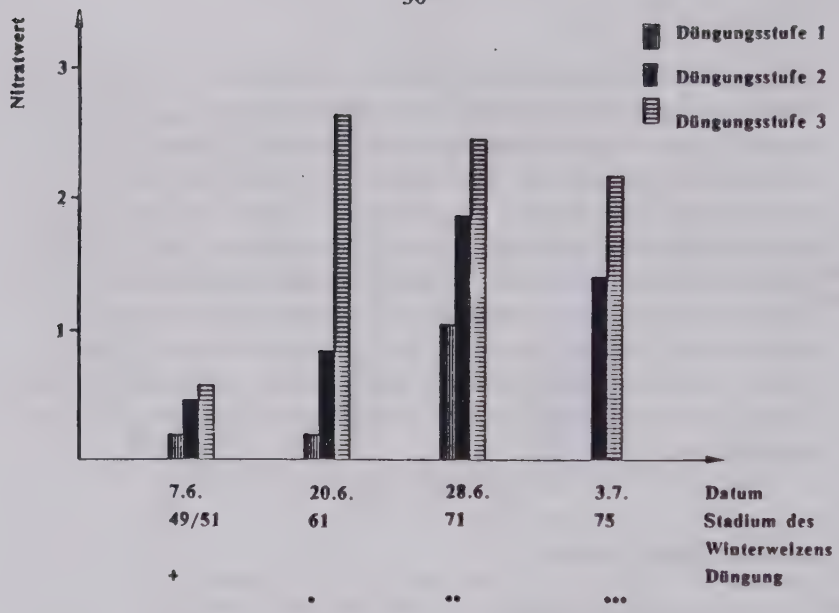

Abb. 6: Versorgung von Winterweizenpflanzen (Sorte Rector) mit Nitrat nach Ausbringung unterschiedlicher Mengen von Stickstoffdünger; Lustnau 1983. Nachweis durch den Nitratschnelltest, p-Werte (Craddock & Flood): * =p < 0.001, ** = 0.01 ≤ p ≤ 0.02, *** = 0.001 ≤< p ≤< 0.01

1.3.2. Freie Aminosäuren und ninhydrinpositive Substanzen

Die unterschiedliche Nitratversorgung der Pflanzen führte nicht in allen Fällen zu einer erhöhten Konzentration von ninhydrinpositiven Substanzen (siehe Tab. 8). In den Fahnenblättern nahm der Gehalt im Laufe des Untersuchungzeitraums stetig ab, bei der Ähre war im Stadium der Milchreife ein erneutes Ansteigen zu beobachten. Weder in den Fahnenblättern noch in der Ähre konnte festgestellt werden, daß das Verhältnis der proteinogenen Aminosäuren zu den übrigen ninhydrinpositiven Substanzen als Folge einer erhöhten Stickstoffdüngung verschoben war.

Bei keinem Termin war eine eindeutige Tendenz bezüglich der Konzentrationsveränderung einzelner Aminosäuren mit steigender Aufwandmenge an Nitratdünger zu beobachten (Abb. 7 und 8). Am ausgeprägtesten waren

die Unterschiede bei Glutamin und Glutaminsäure in der Ähre. (s. Abb. 8).

Tab. 8: Ninhydrinpositive Substanzen, proteinogene Aminosäuren, sowie Anteil der proteinogenen Aminosäuren an den ninhydrinpositiven Substanzen in Fahnenblättern und Ähren von Winterweizen (Sorte Rector) in Abhängigkeit verschiedener N-Düngungsstufen (DS) und Wachstumsstadien; Lustnau 1983.
I = Summe der ninhydrinpositiven Subst. (mMol/g TG)
II = Summe der protein. Aminosäuren (mMol/g TG)
III = Anteil von II an I (%)

	Fahnenblatt			Ähre		
	I	II	III	I	II	III
Kornbildung						
DS 1	70.73	53.22	75.24	25.41	19.29	75.91
DS 2	75.49	54.78	72.56	32.21	25.96	80.59
DS 3	70.70	50.45	71.35	59.11	42.84	72.47
Milchreife						
DS 1	64.66	42.17	65.21	28.27	21.49	76.02
DS 2	70.67	47.90	67.77	29.78	22.71	76.25
DS 3	66.07	45.46	68.80	29.89	22.74	76.07
Teigreife						
DS 1	20.27	16.52	81.49	70.74	50.93	71.99
DS 2	29.28	20.02	68.37	48.61	39.45	81.16
DS 3	32.98	27.76	84.17	54.19	35.47	62.40

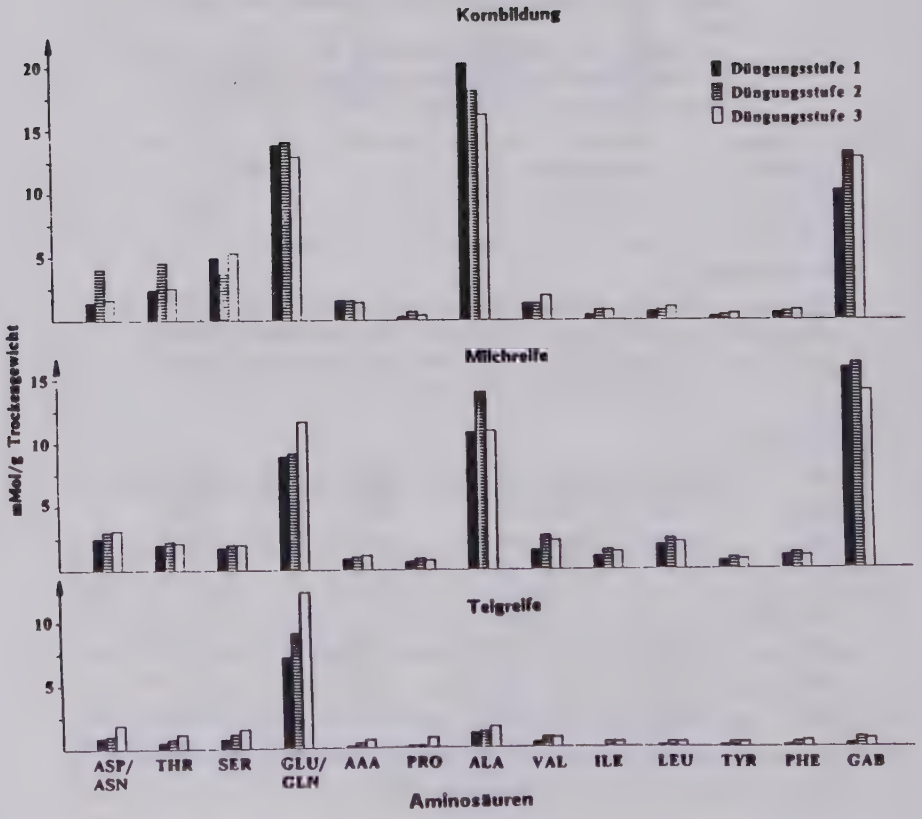

Abb. 7: Die dominanten freien Aminosäuren (mMol/g Trockengewicht) in Fahnenblättern von Winterweizen (Sorte Rector) in Relation zu Stickstoffdüngungsstufen und Stadien des Weizens; Lustnau 1983

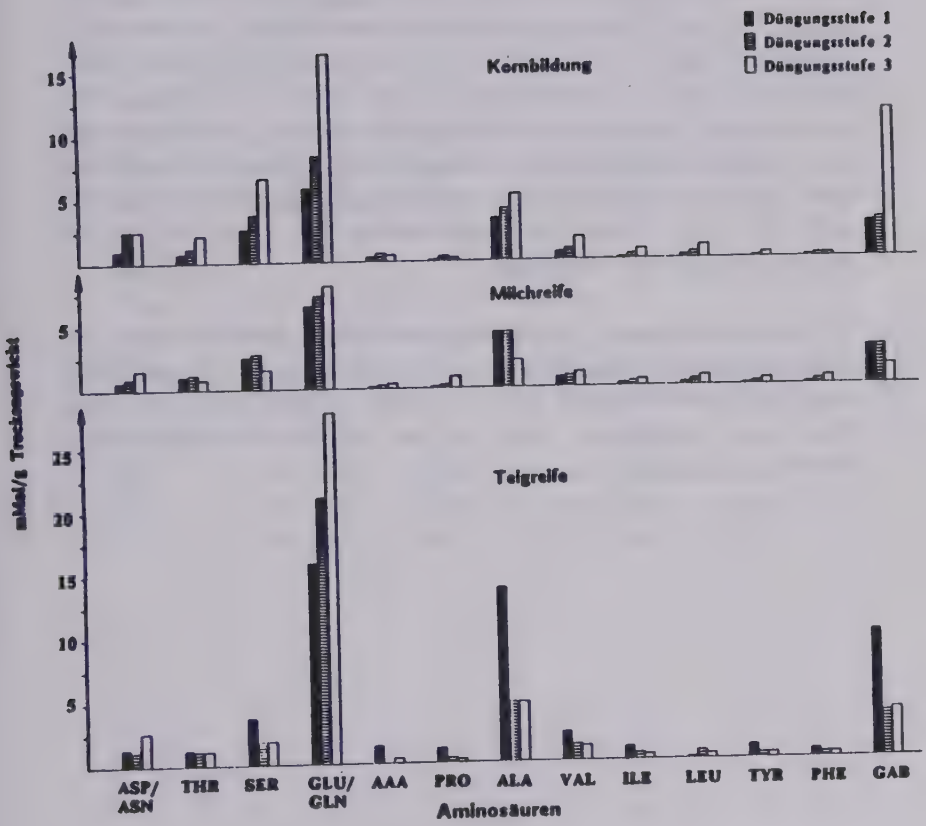

Abb. 8: Die dominanten freien Aminosäuren (mMol/g Trockengewicht) in Ähren von Winterweizen (Sorte Rector) in Relation zu Stickstoffdüngungsstufen und Stadien des Weizens; Lustnau 1983

1.4. Klimakammer-Versuche

1.4.1. Freie Aminosäuren und ninhydrinpositive Substanzen

Neben Freilandversuchen wurden auch unter Konstantbedingungen gehaltene Weizenpflanzen auf ihren Gehalt an ninhydrinpositiven Substanzen untersucht. Betrachtet man hier im Gegensatz zu den Ergebnissen im Feld die Gesamtsumme der ninhydrinpositiven Substanzen im Fahnenblatt und in der Ähre (Tab. 9), so ergaben sich an allen Terminen Unterschiede. Wie im Freiland nahmen die stickstoffhaltigen Verbindungen im Laufe des Untersuchungszeitraumes ab. Durchgehend stieg die Gesamtkonzentration mit der ausgebrachten Düngermenge. In fast allen Fällen war die Menge in der dritten Düngungsstufe doppelt so hoch wie in der ersten. Ein entsprechendes Bild ergab sich bei den freien proteinogenen Aminosäuren.

Der prozentuale Anteil der freien proteinogenen Aminosäuren an der Gesamtmenge der ninhydrinpositiven Substanzen stieg mit der Aufwandmenge an Stickstoffdünger. Wie Abb. 9 und 10 zeigen, ergab sich allerdings kein einheitliches Bild bei den Konzentrationsunterschieden einzelner Substanzen.

Tab. 9: Ninhydrinpositive Substanzen (I, mMol/ g TG) proteinogene Aminosäuren (II, mMol/g TG) sowie Anteil der proteinogenen Aminosäuren an den ninhydrinpositiven Substanzen (III, %) in Fahnenblättern und Ähren von Winterweizen (Sorte Kanzler) in Abhängigkeit von Düngungsstufen (DS) und Wachstumsstadien des Weizens; Klimakammer 1983

	Fahnenblatt			Ähre		
	I	II	III	I	II	III
Milchreife						
DS 1	31.68	17.42	54.98	15.88	10.53	66.31
DS 2	53.39	31.79	59.54	23.01	14.37	62.45
DS 3	79.58	54.60	68.61	25.08	17.29	68.93
Teigreife						
DS 1	16.82	11.33	67.74	12.14	7.48	61.61
DS 2	27.42	19.21	70.05	14.93	11.21	75.08
DS 3	56.59	40.94	72.34	35.67	27.63	77.46
Totreife						
DS 1	14.24	9.27	65.09	12.28	8.59	69.95
DS 2	34.96	25.48	72.88	25.12	20.60	82.00
DS 3	43.39	35.59	82.02	33.61	26.43	78.63

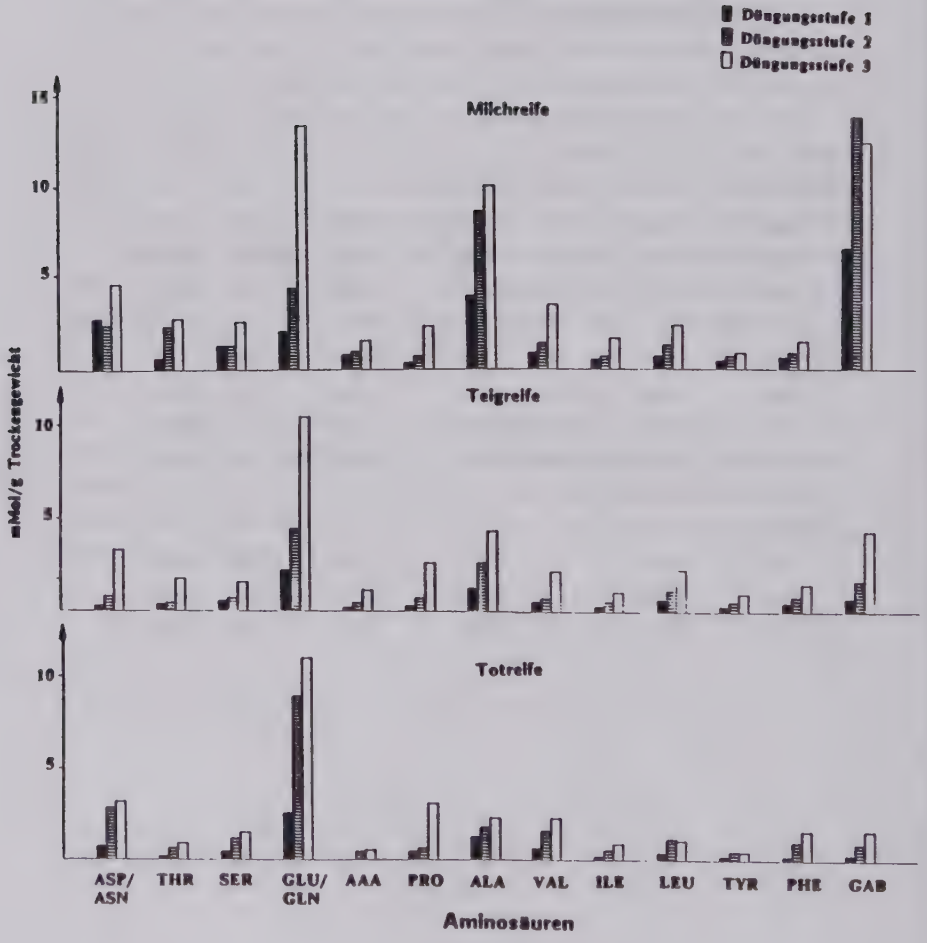

Abb.9 : Die dominanten freien Aminosäuren (mMol/g Trockengewicht) in Fahnenblättern von Winterweizen (Sorte Kanzler) in Relation zu Stickstoffdüngungsstufen und Stadien des Weizens; Klimakammer 1983

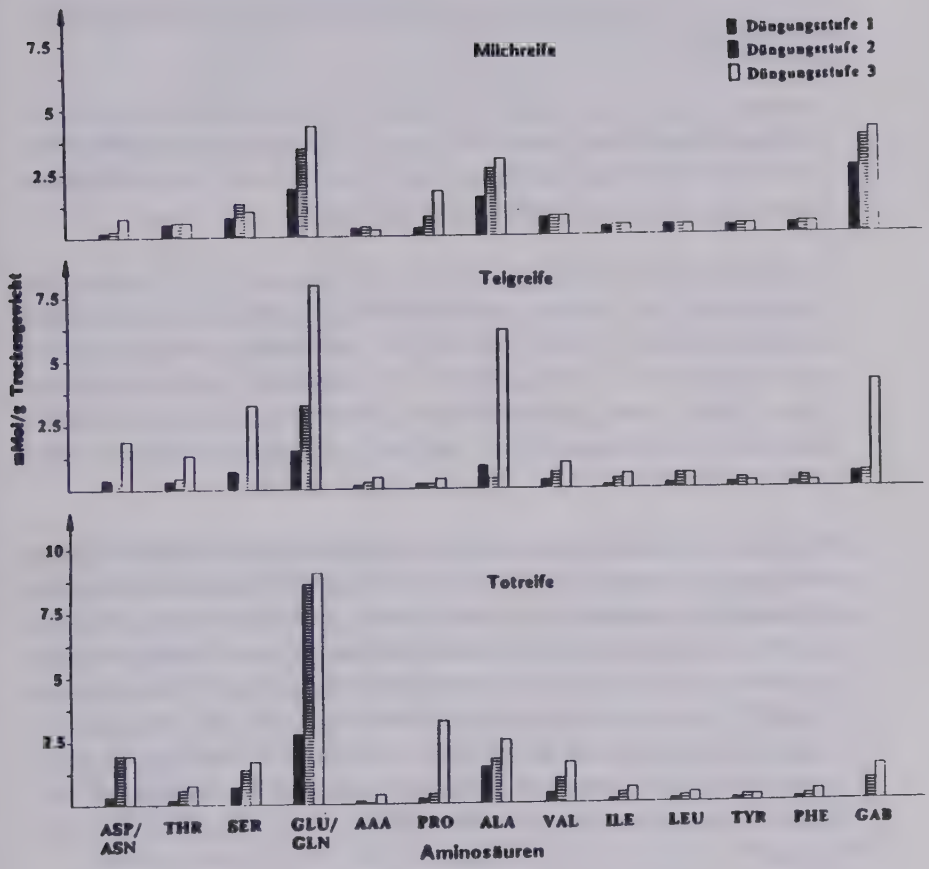

Abb.10 : Die dominanten freien Aminosäure (mMol/g Trockengewicht) in Ähren von Winterweizen (Sorte Kanzler) in Relation zu Stickstoffdüngungsstufen und Stadien des Weizens; Klimakammer 1983

2. Wird die Reproduktion von Metopolophium dirhodum ernährungsphysiologisch durch die Stickstoffversorgung der Wirtspflanze Sommerweizen beeinflußt?

2.1. Freie Aminosäuren in Sommerweizen in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngung

In einem Klimakammerversuch wurden unter Konstantbedingungen die Zusammenhänge zwischen Stickstoffdüngung, Konzentration an freien Aminosäuren in Weizenpflanzen sowie Reproduktion von *Metopolophium dirhodum* untersucht, die bevorzugt am Fahnenblatt saugt.

In Tabelle 10 sind die Gesamtkonzentrationen aller Aminosäuren im Sommerweizen im Stadium der Kornfüllung eingetragen. Es sind nicht alle Aminosäuren erfaßt, da dies mit der verwendeten Analysemethode nicht möglich war. Der tatsächliche Gesamtgehalt dürfte also etwas höher liegen, wobei der Fehler jedoch nur gering sein dürfte, da aus früheren Analysen hervorging, daß der prozentuale Anteil der nicht erfaßten Substanzen bis auf Threonin relativ gering ist.

Es zeigte sich, daß mit steigender Düngung auch der Gehalt an freien Aminosäuren anstieg. Ihre Konzentration hatte in beiden untersuchten Pflanzenteilen eine ähnliche Größenordnung. Der Gehalt war im Fahnenblatt in der dritten Düngungsstufe mit 202 mMol/g TG 2.5 mal so hoch wie in der niedrigsten Düngungsstufe (85.99 mMol/ g TG), die mittlere lag mit 137 mMol/ g TG dazwischen. Ähnliches wurde in der Ähre gefunden. Die Konzentration der freien Aminosäuren in der dritten Düngungsstufe war dreimal so hoch mit 238 gegenüber 76 mMol/g TG. Die zweite Düngungsstufe lag mit 96 mMol/g TG geringfügig über der ersten.

Tab. 10: Gesamtmenge der analysierten freien Aminosäuren im Fahnenblatt und in der Ähre von Sommerweizen (Sorte Selpek); in Abhängigkeit von drei N-Düngungsstufen (DS). Werte (mMol/g TG) entsprechen Mittelwerte ($\bar{x}$) sowie Standardfehler ($s_{\bar{x}}$) aus 12 Parallelproben. Werte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant (U-Test).Die übrigen Gruppen unterscheiden sich ($p<0.001$) . Stadium des Weizens: Kornfüllung

Pflanzenteil		DS 1	DS 2	DS 3	Kruskal-Wallis-Test
Fahnenblatt	$\bar{x}$	84.99	137.86	202.33	H=19.4, p<0.001
	$s_{\bar{x}}$	10.44	13.68	21.34	
Ähre	$\bar{x}$	76.22 [a]	96.22 [a]	238.78	H=18.04,p<0.001
	$s_{\bar{x}}$	6.95	16.29	35.30	

Wie Tabelle 11 zeigt, stiegen die Konzentrationen der einzelnen freien Aminosäuren mit steigender Aufwandmenge an Stickstoffdünger. Die relativen Anteile an der Gesamtmenge sind aber bei den verschiedenen Versuchsgruppen gleich. Dies wurde auch durch die paarweise Berechnung des Spearman-Rank-Koeffizienten bestätigt. In beiden untersuchten Pflanzenteilen machten jeweils 8 Aminosäuren bzw. Amide 90% des Pools aus. Im Fahnenblatt hatte γ-Aminobuttersäure den größten Anteil mit über 26%. Glutaminsäure und das dazugehörige Amid machten über 18% aus, ebenso wie Asparaginsäure und Asparagin. Der Anteil von Alanin und Serin lag bei allen drei Düngungsstufen bei ungefähr 10%, während Prolin zwischen 7 und 11% ausmachte. Die Konzentration der übrigen Aminosäuren lag weit unter 5 %.

Das Muster der freien Aminosäuren in der Ähre unterschied sich etwas von dem des Fahnenblattes, aber auch hier machten die angegebenen 8

Substanzen ca. 90 % des Gesamtpools aus. Die vorherrschende Substanz war Glutamin, die mit Glutaminsäure zusammen 30% ausmachte. Der Anteil von γ-Aminobuttersäure lag bei den drei Düngungsstufen zwischen 16 und 20%, Asparaginsäure und das dazugehörige Amid machten zwischen 11 und 16% aus. Der Anteil von Serin nahm von der niedrigsten zur höchsten Düngungsstufe auf die Hälfe, von 12 auf 6% ab, während der von Prolin stieg. So betrug die Konzentration von Prolin in der niedrigsten Düngungsstufe 6, in der höchsten 12%. Alanin hatte durchgängig einen Anteil von 7% an der Gesamtmenge der freien Aminosäuren.

Tab. 11: Freie Aminosäuren im Sommerweizen (Sorte Selpek) im Fahnenblatt und in der Ähre in Abhängigkeit von 3 Stickstoffdüngungsstufen (DS 1-3). Werte entsprechen Mittelwerte aus 12 Parallelproben. (mMol/g Frischgewicht), Stadium des Sommerweizens: Kornfüllung

	Blatt						Ähre					
Amino-	DS 1		DS 2		DS 3		DS 1		DS 2		DS 3	
säure	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%	abs.	%
ASP	6.82	6.66	10.29	7.43	23.61	9.26	3.21	4.70	6.42	5.26	10.60	4.72
SER	8.49	10.62	12.32	8.14	21.51	8.23	8.43	11.85	7.47	9.36	13.26	5.86
ASN	4.72	6.55	10.39	5.60	21.00	5.63	9.36	10.78	12.11	11.19	18.56	7.23
GLU	6.04	8.05	12.00	10.00	28.08	12.59	3.74	6.60	7.36	5.70	9.27	4.26
GLN	7.92	13.10	5.57	4.77	18.16	5.42	20.75	24.70	20.90	22.40	73.02	27.71
GLY	1.85	2.54	1.92	1.52	3.32	1.32	1.67	2.26	1.72	2.38	2.72	1.32
ALA	9.77	10.54	17.30	13.11	27.99	11.62	6.19	8.80	7.62	7.44	15.15	7.12
VAL	2.17	2.49	3.41	2.42	7.10	2.78	1.61	2.25	2.48	3.03	5.16	2.38
MET	0.93	0.81	0.83	0.64	0.81	0.44	0.11	0.19	0.80	1.12	0.87	0.44
ILE	1.26	1.54	2.57	1.95	3.74	1.66	1.33	1.79	1.41	1.66	4.02	1.69
LEU	1.92	2.18	4.04	2.96	5.41	2.05	1.47	1.97	1.67	2.02	5.59	2.61
TYR	1.44	1.74	2.71	2.02	4.53	1.66	0.92	1.29	1.36	1.55	1.86	0.87
PHE	1.88	2.25	2.83	1.98	4.77	1.83	1.00	1.64	1.61	1.93	2.37	1.17
GABA	22.88	26.40	44.12	30.93	68.12	26.20	12.57	16.28	16.45	17.37	42.07	19.54
ORN	0.16	0.21	0.45	0.41	0.67	0.26	0.15	0.20	0.42	0.66	0.45	0.22
LYS	0.80	1.13	0.93	0.69	0.95	0.41	0.76	1.05	0.87	1.29	2.19	1.03
TRP	0.53	0.59	1.38	1.01	2.36	0.85	0.75	0.98	1.03	1.36	2.52	1.09
PRO	7.02	6.73	10.55	7.69	38.76	10.92	5.19	6.62	8.32	7.83	31.61	11.78

2.2. Reproduktionsbiologie von *Metopolophium dirhodum* in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngung

Die Versuche zur Reproduktionsbiologie von *Metopolophium dirhodum* wurde in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngung und den unterschiedlichen Wachstumsstadien der Wirtspflanzen untersucht. In Tab. 12 sind die Zahl der Nachkommen in den ersten sieben Tagen der Reproduktionsphase aufgeführt. Die Versuchsgruppen unterschieden sich nicht signifikant, d.h. weder die Behandlung mit Stickstoffdünger, noch das Wachstumsstadium des Sommerweizens hatte einen Einfluß auf die Reproduktionsraten.

Tab. 12: Zahl der Nachkommen von *Metopolophium dirhodum* in den ersten sieben Tagen der Reproduktion auf dem Fahnenblatt von Sommerweizenpflanzen (Sorte Selpek) bei verschiedenen Stadien der Wirtspflanzen in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngung

Wachstumsstadium des Sommerweizens	DS 1		DS 2		DS 3	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
Kornbildung	16.38	2.72	15.33	3.01	14.59	5.47
Milchreife	14.24	4.94	12.80	3.74	14.85	6.99

3. Wie steuern Quantität und Qualität der Nahrung die Fortpflanzung von Metopolophium dirhodum?

3.1. Nahrungsstreß während der Larvalzeit

3.1.1. Überlebensrate und Entwicklungsdauer

Die Larven von *Metopolophium dirhodum*, die während des letzten Larvenstadiums keine Nahrung aufnehmen konnten, zeigten eine hohe Toleranz gegenüber Nahrungsentzug, denn nur 4% der Versuchstiere starben während der Hungerperiode. Die Überlebenden häuteten sich zum gleichen Zeitpunkt wie Kontrolltiere, und auch die Reproduktion setzte gleichzeitig ein. Entsprechendes traf auch auf Blattläuse zu, die ihre Entwicklungszeit auf den schwach entwickelten Blättern der Sandpflanzen verbracht hatten. (s.Tab. 13). Bei dieser Versuchsgruppe trat ebenso wie bei den Kontrolltieren keine Mortalität auf.

Tab. 13: Generationssdauer (Tage) für *Metopolophium dirhodum* unter verschiedenen Aufzuchtbedingungen während der Larvalphase

	Larvalzeit		präreprod. Verzögerung		Generationsdauer	
Bedingung	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
Komposterde	11.90	0.28	1.15	0.31	13.00	0.15
Hunger	11.74	0.41	1.37	0.33	13.08	1.52
Sand	12.06	0.61	1.24	0.30	13.31	0.49

Tab. 14: Gewicht (µg) und Gewichtsveränderung (%) bei präreproduktiven und reproduktiven Blattläusen sowie die relativen Wachstumsraten (rgr) (incl. der Biomasse der in dieser Zeit geborenen Nachkommen); n = Anzahl der Wiederholungen

K-K = Larval- und Adultzeit auf Komposterdepflanzen
K-H = Larval- und Adultzeit auf Komposterdepflanzen, Hunger während L 4
S-K = Larvalzeit auf Sandpflanzen, Adultzeit auf Komposterdepflanzen
K-S = Larvalzeit auf Komposterdepflanzen, Adultzeit auf Sandplanzen
S-S = Larval- und Adultzeit auf Sandpflanzen

Behandlung (n)	Gew. von präprepr. Ad. (µg)		Gew. nach 8d (µg)		Gewichts-veränderung (%)		rgr
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	
K-K (12)	1938	173	2315	181	14.5	13.2	0.104
K-H-K (13)	882	120	1760	140	97.8	10.0	0.139
S-K (19)	992	217	1389	189	37.5	23.4	0.101
K-S (15)	1989	198	984	75	-49.8	5.2	
S-S (13)	784	182	642	116	-17.1	14.8	

Unter günstigen Ernährungsbedingungen verdoppelten die Blattläuse während des vierten Larvenstadiums ihr Gewicht (K-Blattläuse). Dagegen verloren hungernde Tiere (H-Blattläuse) 15% ihres Ausgangsgewichtes ($\bar{x}$ =995, s=138 µg -> $\bar{x}$ = 882, s=120 µg). Ihr Adultgewicht unterschied

sich jedoch nicht signifikant von den Blattläusen, die ihre gesamte Larvalzeit auf Sandpflanzen verbracht hatten (S-Blattläuse). Beide Versuchsgruppen reagierten auf eine Verbesserung der Nahrungsbedingungen mit einer starken Gewichtszunahme, wenn sie als Adulte auf Kompostpflanzen gehalten wurden. (s. Tab. 14).

H-Blattläuse verdoppelten innerhalb von acht Tagen ihr Gewicht, während diejenigen, die auf Sandpflanzen gehalten worden waren, nur um ein Drittel an Gewicht zunahmen. Bei K-Blattläusen war die Gewichtszunahme nach der Imaginalhäutung dagegen nicht so ausgeprägt (s. Tab. 14). Berücksichtigt man für die Berechnung der relativen Wachstumsrate nicht nur die Gewichtszunahme der Mutter, sondern auch die Biomasse der in dieser Zeit abgelegten Larven, ergibt sich kein Unterschied zwischen S-Blattläusen und Kontrolltieren. Die Blattläuse, die während des vierten Larvenstadiums gehungert hatten, hatten dagegen eine deutlich höhere relative Wachstumsrate.

3.1.2. Zustand der Gonaden von Larven und präreproduktiven Adulten

In Tab. 15 sind für die Reproduktion wichtige Parameter aufgeführt. Verschiedene Versuchsbedingungen während der Larvalentwicklung hatten auf die Zahl der Ovariolen keinen Einfluß (U-Test).

Im Laufe des vierten Larvenstadiums wurde unter optimalen Bedingungen das Trockengewicht der Gonaden verfünffacht. Auch während einer Hungerperiode nahm ihr Gewicht zu, allerdings nur auf das doppelte. Die Gewichtszunahme war nicht mit Ovulationen verbunden, denn auch unter günstigen Bedingungen nahm die Zahl der Embryonen während des letzten Larvenstadiums nicht zu, wie ein Vergleich von Larven und präreproduktiven Adulten zeigt (Tab. 15). Unter Nahrungsentzug werden Embryonen resorbiert, denn die Zahl der Embryonen von Blattläusen, die nach einer Hungerperiode untersucht wurden, ist geringer als die von L4-Larven. Dabei kann es sich aber nur um jüngere Embryonen handeln, denn es wurde bei der Präparation von Blattläusen, die gehungert hatten, in keinem Fall festgestellt, daß ältere Embryonen fehlten.

Im Laufe des vierten Larvenstadiums verdoppelten die basalen Embryonen

ihre Länge. Auch die Embryonen von solchen Blattläusen, die während dieser Zeit keine Nahrung aufnehmen konnten, wuchsen - wenn auch nur um 30%. Wie aus der Zahl der Embryonen mit roten Augen ersichtlich ist, die bei Hungertieren unter der der Kontrollgruppe liegt, war die

Tab. 15: Zustand der Gonaden von Larven und präreproduktiven Adulten von *Metopolophium dirhodum*, die während der Entwicklungszeit unter verschiedenen Bedingungen aufgezogen worden waren und direkt nach der Häutung untersucht wurden.
K = Komposterde, H = Hunger, S = Sand

Stadium		L4	präreproduktive Adulte		
Behandlung		K	K	H	S
Anzahl		19	16	17	12
Ovariolen(n)	$\bar{x}$	9.6	10	9.7	9.9
	s	0.8		0.7	0.3
Trockengew. der	$\bar{x}$	32.5	166.9	64.7	59.9
Gonaden (µg)	s	10.7	38.5	18.1	14.3
Länge der bas.	$\bar{x}$	476.1	965.9	641.9	681.9
Embryonen (µm)	s	46.1	70.2	58.7	91.0
Zahl der Embr./	$\bar{x}$	5.5	5.7	4.9	5.0
Ovariole	s	0.4	0.4	0.5	0.8
Zahl der pigm.	$\bar{x}$	0	1.4	1.2	1.4
Embr./Ovariole	s		0.1	0.1	0.2

Tab.15b):
p-Werte im U-Test für Trockengewicht der Gonaden (rechte Hälfte) und Länge der basalen Embryonen (linke Hälfte); * = nicht getestet

	L 4	K	H	S
L 4	-	0.001	0.001	*
K	0.001	-	0.001	0.001
H	0.001	0.001	-	n.s.
S	*	0.001	n.s.	-

Tab.15c):
p-Werte im U-Test für Zahl der Embryonen/Ovariole (rechte Hälfte) und Zahl der pigmentierten Embryonen/Ovariole (linke Hälfte)
*= nicht getestet

	L 4	K	H	S
L 4	-	n.s.	0.01	*
K	0.01	-	0.01	0.01
H	0.01	0.01	-	n.s.
S	*	n.s.	0.01	-

Entwicklungsgeschwindigkeit unter Nahrungsentzug verlangsamt. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß auch während einer Hungerperiode die Embryonen wuchsen und sich entwickelten, wenn auch in einem geringeren Ausmaß als bei Kontrolltieren.

Blattläuse, die ihre gesamte Larvalzeit über auf Sandpflanzen gehalten worden waren, wurden ausschließlich als Adulte untersucht, so daß eine Veränderung während des letzten Larvenstadiums nicht erfaßt werden konnte. Wie aus Tab. 14 zu ersehen ist, war das Adultgewicht von dieser Versuchsgruppe gleich dem von Hungertieren. Zwischen beiden Gruppen war das Trockengewicht der Gonaden, die Länge der basalen Embryonen und die Zahl der Embryonen pro Ovariole gleich. Unterschiede ergaben sich nur in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryonen, denn die Zahl der pigmentierten Embryonen pro Ovariole war bei S-Tieren höher als bei Hungertieren.

3.1.3. Lipidgehalt im Verlauf der Ontogenese

Wie aus Tab. 16 zu ersehen ist, enthielten junge Larven deutlich weniger Lipid als ältere Larven und Adulte. Während des letzten Larvenstadiums verdoppelten die Versuchstiere unter ernährungsphysiologisch optimalen Bedingungen ihr Gewicht, wobei sie hydrophile und lipophile Substanzen im gleichen Maß einbauten. So unterschieden sich Larven und Adulte bezüglich des prozentualen Anteils von Fett am Trockengewicht nicht.

In Abb. 11 sind die Werte für Lipid und fettfreies Trockengewicht für Mütter und Embryonen getrennt dargestellt. Unter optimalen Bedingungen enthielt das Soma nach der Imaginalhäutung doppelt soviel Lipid wie zu Beginn des vierten Larvenstadiums und 1.5mal soviel hydrophile Substanzen. Das Wachstum der Embryonen beruhte auf einer Verfünffachung der Lipidmenge und der hydrophilen Substanzen. Die Embryonen nahmen also stärker an Gewicht zu als das mütterliche Soma, wie auch Abb. 12 zeigt.

3.1.4. Auswirkung von Ernährungsstreß auf den allgemeinen Stoffwechsel

Hatte die Blattlaus während des letzten Larvenstadiums keine Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme, wurden körpereigene Substanzen abgebaut. Dies traf im besonderen Maße auf Lipide zu, denn der relative Gehalt von Fett am Trockengewicht von Tieren, die gehungert hatten, lag signifikant unter dem der übrigen Versuchsgruppen (Tab. 16).

Während der Hungerperiode nahmen die hydrophilen Substanzen und Lipide in den Gonaden jeweils um 100 % zu (Abb. 11). Dagegen enthielt das mütterliche Soma nach dieser Zeit nur noch halb so viel dieser Substanzen, was auch mit Beobachtungen übereinstimmt, die während der Präparation gemacht wurden. Der Fettkörper von Blattläusen, die gehungert hatten, war stark reduziert. Die Substanzverluste im Soma sind offensichtlich auf zwei Vorgänge zurückzuführen. Ein Teil der Substanzen wird in die wachsenden Embryonen transportiert, der Rest abgebaut.

Fast 50 % der hydrophilen Stoffe, die im Soma fehlen, können nämlich in den Embryonen wiedergefunden werden, aber nur 10 % der Lipide. Während der Hungerperiode werden also vor allem Lipide für den Betriebsstoffwechsel abgebaut.

3.1.5. Einfluß der Nahrungsqualität auf den allgemeinen Stoffwechsel

Die Nahrungsqualität hatte einen starken Einfluß auf das Adultgewicht von *Metopolophium dirhodum*. Blattläuse, die während der Entwicklungszeit unter suboptimalen Bedingungen aufwuchsen und auf Sandpflanzen gehalten worden waren, waren kaum halb so schwer wie Kontrolltiere (Tab. 14). Die unterschiedlichen Aufzuchtbedingungen führten aber nicht zu einer veränderten Einlagerung von Wasser, denn der Trockengewichtsanteil am Frischgewicht war in beiden Fällen gleich. Dies galt auch für das Verhältnis von Lipid zu Frischgewicht. Dagegen lag der prozentuale Anteil von Lipid am Trockengewicht von Tieren, die auf Sandpflanzen gehalten worden waren, signifikant unter dem von Kontrolltieren. Die Verteilung von Lipiden und hydrophilen Substanzen auf Soma und Gonaden erfolgte unabhängig von der Wirtsqualität (Abb. 12).

Tab.16: prozentualer Anteil von Lipid und Trockengewicht (TG) am Frischgewicht (FG) sowie prozentualer Fettgehalt am Trockengewicht von Larven und präreproduktiven Adulten von *Metopolophium dirhodum* nach verschiedenen Behandlungen während der Larvalzeit.
* = nicht getestet, Werte mit gleichem Buchstaben in einer Reihe unterscheiden sich nicht, die übrigen Gruppen bei $p<0.001$ (U-Test)

Stadium	L1		L4		präreproduktive Adulte					
Behandlung	Kompost		Kompost*		Kompost		Hunger		Sand*	
Anzahl	12		15		12		17		13	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
FG (µg)	78.6	8.1	1042.9	150.6	2030.9	212.4	858.2	83.1[a]	867.4	208.8[a]
% FG/TG	20.34	1.97	23.96	4.65	26.65	1.66	19.83	3.53[a]	22.59	4.77[a]
% Lipid/FG	5.54	2.07	9.01	2.31[a]	10.17	1.22[a,b]	6.09	1.56	9.79	2.27[b]
% Lipid/TG	25.84	8.12	37.71	5.22[a]	38.18	4.10[a]	30.74	5.12	43.09	4.88

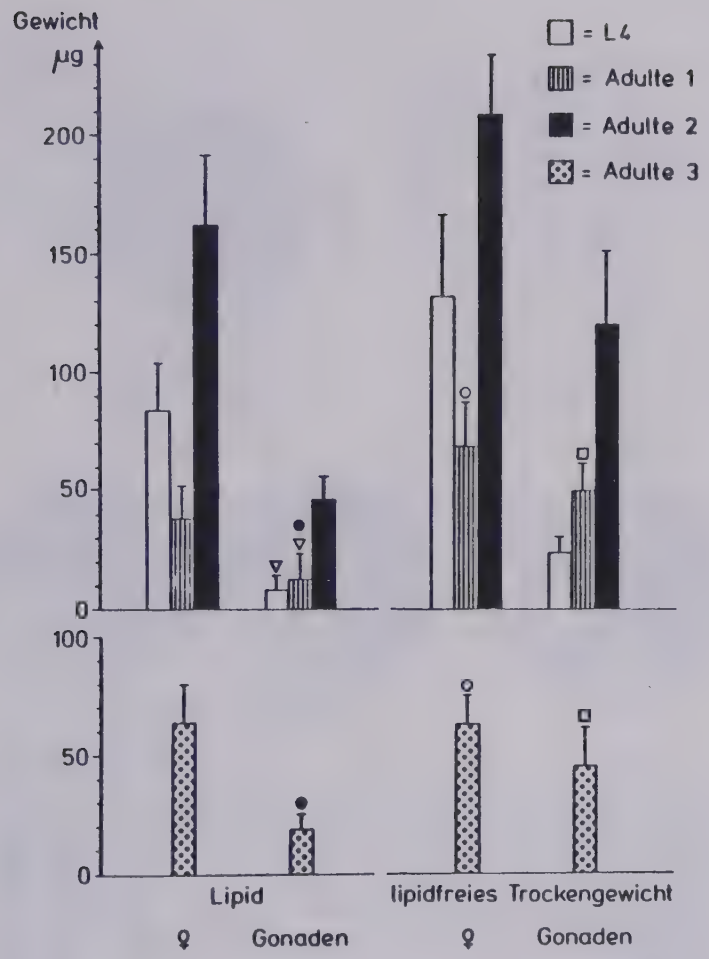

Abb. 11: Lipid sowie lipidfreies Trockengewicht (µg) von L 4-Larven sowie präreproduktiven Adulten von Metopolophium dirhodum. Die Gonaden wurden aus den Müttern herauspräpariert. Die Säulen repräsentieren Mittelwerte sowie Standardabweichung. Gleiche Symbole kennzeichnen Werte, die sich nicht signifikant unterscheiden (U-Test)
L 4: Larve, auf Komposterdepflanzen gehalten
Adulte 1: auf Komposterdepflanze gehalten
Adulte 2: wie 1, aber Hunger während L 4
Adulte 3: auf Sandpflanzen gehalten

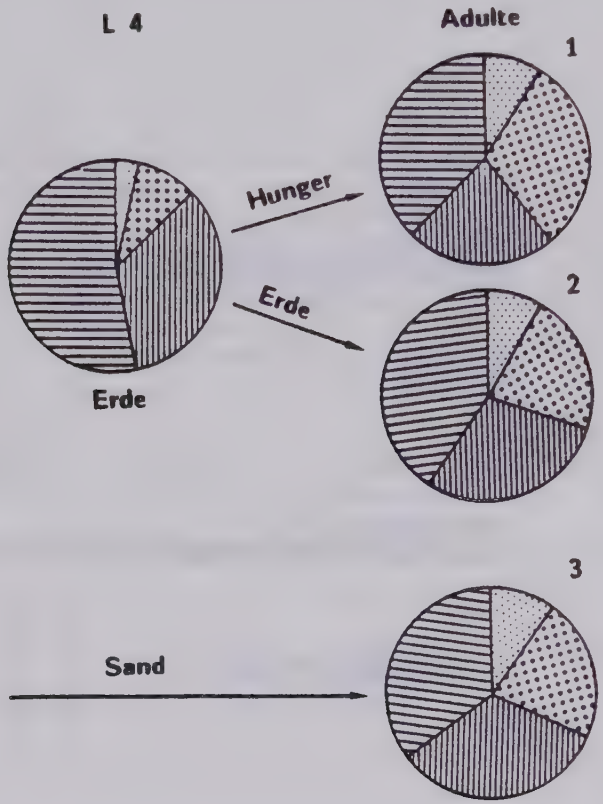

Abb. 12: Prozentuale Verteilung von Lipid und lipidfreiem Trockengewicht am Gesamttrockengewicht (%) von L4-Larven sowie präreproduktiven Adulten von Metopolophium dirhodum. Die Gonaden wurden aus den Müttern herauspräpariert.

Tab.17a :
p-Werte (U-Test) für Gonaden:
% Lipid am Trockengewicht (rechte Hälfte) und lipidfreies Trockengewicht am Trockengewicht (linke Hälfte). * = nicht getestet
Bezeichnung s. Abb. 12

	L 4	A1	A2	A3
L 4	-	0.001	0.01	*
A1	0.001	-	n.s.	n.s.
A2	0.001	0.001	-	n.s.
A3	*	0.001	n.s.	-

Tab.17b:
p-Werte (U-Test) für Mütter:
% Lipid am Trockengewicht (rechte Hälfte) und lipidfreies Trockengewicht am Trockengewicht (linke Hälfte). * = nicht getestet
Bezeichung s. Abb. 12

	L 4	A1	A2	A3
L 4	-	0.05	0.001	*
A1	0.001	-	0.001	n.s.
A2	0.001	n.s.	-	0.001
A3	*	0.001	n.s.	-

3.1.6. Gewicht der Nachkommen

Mütter, deren Imaginalgewicht gleich war (s. Tab. 14) produzierten gleichschwere Nachkommen, auch wenn die Aufzuchtbedingungen unterschiedlich waren (Tab.19). Die Töchter von Kontrolltieren waren 1.5mal so schwer wie die der übrigen Versuchsgruppen. Dasselbe Verhältnis ergibt sich auch, wenn man die Länge der basalen Embryonen zwischen den Versuchsgruppen vergleicht, d. h. die basalen Embryonen von Kontrolltieren waren 1.5mal so lang wie bei den Blattläusen der übrigen Versuchsgruppen.

Tab.19: Geburtsgewicht von Larven (µg) von *Metopolophium dirhodum* in Abhängigkeit von den Aufzuchtbedingungen der Mütter, a: kein Unterschied (U-Test)
K = Kontrolltiere, H = Hungertiere, S = Sandtiere

Aufzuchtbedingung		K	H	S
Gewicht (µg)	$\bar{x}$	64.8	43.3[a]	43.14[a]
	s	2.4	5.2	5.8
Anzahl		18	21	22

3.1.7. Zahl und Verteilung der Nachkommen

In Tab. 20 sind Anzahl und Verteilung der Nachkommen aufgeführt. Dabei zeigt sich, daß die Blattläuse der Versuchsgruppen, die während ihrer Jugend gestreßt worden waren, in der ersten Woche signifikant weniger Larven ablegten als Kontrolltiere. Die Differenz betrug zehn Larven, d.h. die Blattläuse waren in der Entwicklung ungefähr um einen Embryo pro Ovariole im Rückstand. Dies holten sie aber im Beobachtungszeitraum wieder auf, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß. Die Reproduktionsrate von Tieren, die gehungert hatten, war in der letzten Woche doppelt so hoch wie bei Kontrolltieren, so daß sich in der Gesamtzahl der Nachkommen während drei Wochen kein Unterschied ergab. Bei den Blattläusen, die während der Entwicklung auf Sandpflanzen gehalten worden waren, war die Gesamtproduktion an Larven signifikant niedriger als bei den übrigen Versuchsgruppen.

Tab.20: Zahl und prozentuale Verteilung der Nachkommen von *Metopolophium dirhodum*, die unter verschiedenen Bedingungen aufgezogen worden waren und ihre Adultzeit auf Komposterdepflanzen verbrachten. Versuchsdauer: 3 Wochen ; a: kein signifikanter Unterschied (U-Test), (K = Komposterdepflanzen, H = Hunger, S = Sand)

Behandlung (n)		Zahl der Nachkommen in 21 d				% Verteilung in 21 d		
		d13-20	d20-27	d27-34	gesamt	d13-20	d20-27	d27-34
K	$\bar{x}$	32.2	23.1[a]	8.3	63.7	51.9	35.6[a]	12.5
(12)	s	3.5	5.1	4.1	9.4	10.1	7.3	6.8
H	$\bar{x}$	21.1[a]	21.1[a]	18.7[a]	61.4	35.0[a]	34.1[a]	30.9[a]
(13)	s	6.2	4.1	4.3	9.6	8.5	4.1	9.7
S	$\bar{x}$	20.3[a]	19.3[a]	14.3[a]	53.9	37.8[a]	35.5[a]	26.7[a]
(19)	s	5.0	4.7	4.0	6.9	8.8	5.8	7.2

Wie Tab. 21 zeigt, fanden bei Blattläusen aller Versuchsgruppen, die auf Komposterdepflanzen gehalten wurden, während der Adultzeit Ovulationen statt. Tiere, die während des letzten Larvenstadiums gehungert hatten, reagierten auf eine Verbesserung der Nahrungssqualität allerdings mit einer signifikant höheren Ovulationsrate.

Tab. 21: Unterschied zwischen angelegten Embryonen bei präreproduktiven Adulten und abgelegten Larven in 3 Wochen Wochen bei *Metopolophium dirhodum* (K = Komposterdepflanzen, H = Hunger, S = Sand)

Behandlung		K-K	K-H-K	S-K	K-S	S-S
angelegte	$\bar{x}$	57.3	46.8	50.1	57.3	50.1
Embryonen	s	3.9	6.1	7.9	3.9	7.9
	n	12	10	12	12	10
Nachkommen in	$\bar{x}$	63.8	61.4	53.9	40.5	38.3
3 Wochen	s	9.4	9.6	6.9	4.9	4.4
	n	12	13	19	15	12
absoluter Unterschied		6	15	0	-17	-12
Unterschied (%)		11	31		-29	-24
U-test		p<0.01	p<0.01	n.s.	p<0.01	p<0.01

3.2. Nahrungsstreß bei Adulten

3.2.1. Überlebensrate und Entwicklung

Blattläuse, die nach der Adulthäutung von einer Komposterde- auf eine Sandpflanze übertragen worden waren, zeigten eine hohe Mortalität, wie sie bei keiner anderen Versuchsgruppe zu finden war. Nach einer Woche lebten noch 62.5% der Versuchstiere (X^2=21.92, p<0.001), nach 2 Wochen nur noch 45.8% (X^2=37.16, p<0.001). Bis zum Ende des Versuches traten dann keine weiteren Ausfälle auf. Die Blattläuse, die die Übertragung überlebt hatten, verloren innerhalb von acht Tagen 50% ihres Ausgangsgewichtes (s. Tab. 14). Auch bei denen,

die während ihrer Larvalentwicklung auf Sandpflanzen gehalten worden waren, verringerte sich das Gewicht, wenn auch nur um 15 % (s. Tab. 14).

3.2.2. Zahl der Nachkommen bei suboptimaler Ernährung

Aus Tab. 22 ist die Zahl der Nachkommen zu ersehen. Dabei war die Summe nach drei Wochen gleich, unabhängig von der Ernährung der Mütter während der Larvalentwicklung. Der zeitliche Verlauf des Larvenabsatzes war allerdings unterschiedlich, d.h. die Blattläuse, deren Nahrungsqualität gleich blieb, bekamen 50% der gesamten Nachkommen in der ersten Woche und 30% in der zweiten. Die Tiere, die umgesetzt worden waren, bekamen hingegen sowohl in der ersten als auch in der zweiten Woche jeweils 40 % ihrer Nachkommen.

Tab. 22: Zahl und prozentuale Verteilung der Nachkommen von *Metopolophium dirhodum*, die unter verschiedenen Bedingungen aufgezogen worden waren und ihre Adultzeit auf Sandpflanzen verbrachten Versuchsdauer: 3 Wochen (K = Komposterdepflanzen, S = Sand)

Behandlung (n)		Zahl der Nachkommen in 21 d				% Verteilung in 21 d		
		d13-20	d20-27	d27-34	gesamt	d13-20	d20-27	d27-34
K-S	$\bar{x}$	16.5	16.5	7.6	40.6	40.8	40.1	18.7
(15)	s	2.5	1.5	3.5	4.9	5.8	4.6	6.7
S-S	$\bar{x}$	18.6	11.3	7.7	38.3	49.9	30.2	19.9
(13)	s	2.7	2.4	2.4	4.4	6.5	4.2	5.7
U-Test		0.05	0.001	n.s.	n.s.	0.01	0.001	n.s.

Wie Tab. 21 zeigt, wurden unter schlechten ernährungsphysiologischen Bedingungen nicht alle Embryonen entwickelt, die bei präreproduktiven Adulten angelegt worden waren.

3.2.3. Zahl der Nachkommen von hungernden Adulten von *Metopolophium dirhodum*

Wie aus Tab. 23 hervorgeht, hatte eine bis zu zweitägige Hungerperiode während der Adultzeit keinen Einfluß auf die Reproduktionsrate. Allerdings bekamen Blattläuse, die zwei Tage lang gehungert hatten, in der ersten Woche mehr Nachkommen als die übrigen. Ein Weibchen, das nur einen Tag gehungert hatte, setzte Larven ab. Bei den übrigen Ansätzen mit einer längeren Hungerperiode wurden in 40-70% der Glasröhrchen Nachkommen beobachtet. Entsprechendes traf auch auf *Sitobion avenae* zu.

Tab.23: Zahl der Nachkommen in drei Wochen und zeitliche prozentuale Verteilung von *Metopolophium dirhodum*, die bis zu zwei Tagen (d) während der Adultzeit gehungert hatten. Gruppen in einer Spalte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (U-Test)

Behandlung (n)		Zahl der Nachkommen d13-20	d20-27	d27-34	gesamt	% Verteilung d13-20	d20-27	d27-34
K	$\bar{x}$	32.9	23.1	8.3	63.7	51.9	35.6	12.5
(12)	s	3.5	5.1	4.1	9.4	10.1	7.3	6.8
		a	a	a	a	a	a	a
1 d	$\bar{x}$	35.2	20.7	7.6	63.8	55.7	32.2	11.6
(13)	s	2.1	4.6	3.8	5.9	5.9	4.8	4.9
		a,b	a	a	a	a	a	a
2 d	$\bar{x}$	37.8	20.6	9.7	68.6	55.2	29.9	14.1
(14)	s	2.4	2.4	3.5	4.3	4.1	2.7	4.5
		b	a	a	a	a	a	a

3.2.4. Vergleich der Mortalität von *Sitobion avenae* und *Metopolophium dirhodum*

Mit adulten Blattläusen der Arten *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae* wurden vergleichend mehrtägige Hungerversuche durchgeführt, um die Widerstandsfähigkeit beider Arten gegen Nahrungsentzug zu testen. Abb. 13 zeigt die Mortalität von Individuen beider Blattlausarten einen Tag nach Beendigung der Hungerperiode. *S. avenae* erwies sich hier als weniger anfällig gegenüber Nahrungsentzug . So waren nach fünftägigem Hungern nur 40% der Versuchstiere tot, während die Mortalität bei *M. dirhodum* 70% ausmachte. Bemerkenswert ist, daß beide Blattlausarten bis zu zwei Tage Hungern ohne Probleme überstehen können.

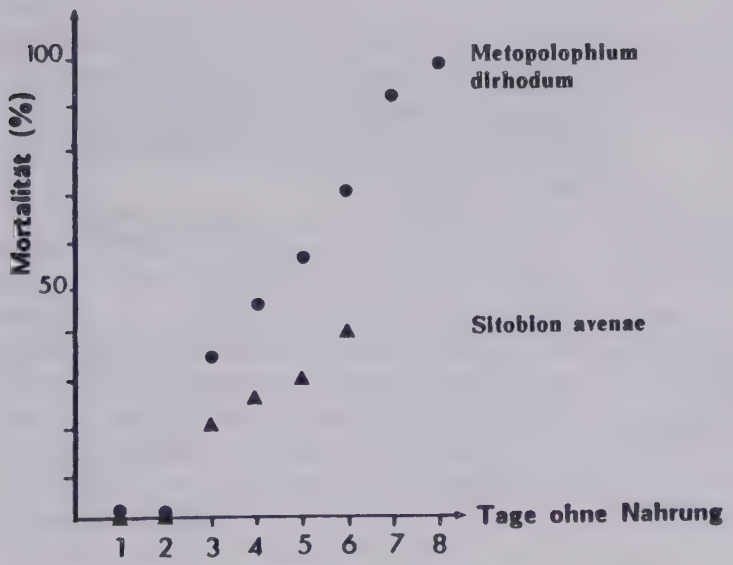

Abb.13 : Prozentuale Mortalität von adulten Getreideblattläusen Metopolophium dirhodum und Sitobion avenae einen Tag nach der Hungerperiode

3.2.4. Lipidgehalt von *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae*

In einer vergleichenden Untersuchung über die körpereigenen Reserven wurden die relativen Fettgehalte von *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae* analysiert, um die Hypothese zu überprüfen, daß eine unterschiedliche Anfälligkeit der beiden Arten gegenüber Nahrungsentzug auf einen unterschiedlichen Gehalt an Fettreserven zurückzuführen ist.

Wie Tab. 25 zeigt, verhielten sich beide Blattlausarten unter den Versuchsbedingungen sehr ähnlich bezüglich des prozentualen Gehaltes der Trockengewichte am Frischgewicht und des relativen Anteiles von Lipid sowohl am Trocken- als auch am Frischgewicht.

Tab.25: prozentualer Anteil von Lipid und Trockensubstanz am Frischgewicht sowie prozentualer Fettanteil am Trokkengewicht bei den Getreideblattläusen *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae* (präreprod. Adulte, auf Komposterde gehalten)

Blattlausart	*M. dirhodum*		*S. avenae*	
n	16		15	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
% TG/FG	26.65	1.66	27.69	2.31
% Lipid/FG	10.17	1.22	10.09	2.19
% Lipid/TG	38.18	4.10	36.16	5.53

4. Hängt das Wachstum bei Metopolophium dirhodum von der Aminosäurekonzentration in künstlichen Diäten ab?

4.1. Wachstum auf Mangeldiäten

L4-Larven von *Metopolophium dirhodum* hatten sich als sehr widerstandsfähig gegenüber Nahrungsentzug erwiesen. Während dieses Stadiums nahmen die Gonaden stärker an Gewicht zu als das Soma, d.h. Nahrung wurde vor allem in die Nachkommen investiert. Deshalb schien dieses Stadium besonders geeignet, um den Einfluß von Nahrungskomponenten auf das Wachstum der Larven zu testen.

Glutamin und Asparagin stehen sowohl bei Pflanzen (Ziegler, 1975) als auch bei Insekten (Harrewijn, 1977) an zentraler Stelle im Stoffwechsel. Van Emden (1973) geht davon aus, daß diese Substanzen andere Aminosäuren ersetzen können. Diese Hypothese sollte überprüft werden, indem statt des kompletten Aminosäurespektrums die entsprechende Menge an Glutamin bzw. Asparagin eingesetzt wurde.

Alle Blattläuse, denen als Nullkontrolle aq. bidest. angeboten wurde, saßen praktisch nie auf dem Wassertropfen und verloren an Gewicht (Tab. 26). Dieser Gewichtsverlust war größer als bei denen, die ohne Nahrung, aber bei hoher Luftfeuchtigkeit gehalten wurden (rgr = -0.04). Auch bei den übrigen Mangeldiäten verloren die Blattläuse im Durchschnitt an Gewicht bzw. hielten es (Amid-Diät). Die Versuchstiere innerhalb einer Gruppe verhielten sich allerdings unterschiedlich, d.h. ein Teil nahm an Gewicht zu, die anderen ab. Dies ist damit in Verbindung zu bringen, daß sie unterschiedlich häufig auf der Diät angetroffen wurden.

Eine Mangeldiät, die Saccharose, Mineralsalze sowie Vitamine, aber keine Aminosäuren enthielt, erwies sich als ähnlich ungeeignet wie reines Wasser, denn über 80% der Blattläuse verloren gleichermaßen an Gewicht wie die der Nullkontrolle. Dagegen nahmen offensichtlich alle Blattläuse zumindest etwas von der 15%-Saccharose-Lösung auf, denn hier verloren nur 50% an Gewicht und die Höhe des Gewichtverlustes war geringer.

Tab.26: relative Wachstumsraten von L4-Larven von *Metopolophium dirhodum* in Abhängigkeit von der Diät-Zusammensetzung. Die Diät ohne Aminosäuren enthält Saccharose, Vitamine und Mineralsalze, die Glutamindiät (Glutamin-Asparagin-Diät) zusätzlich Glutamin (Glutamin-Asparagin) in einer Konzentration, die der der Gesamtmenge an Aminosäuren in der Standarddiät entspricht. Gruppen mit gleichem Buchstaben in einer Spalte unterscheiden sich nicht, die übrigen bei $p<0.001$ voneinander (U-Test)

Diät-Zusammensetzung	n	$\bar{x}$ $s_{\bar{x}}$	n>0 (%)	$\bar{x}$ $s_{\bar{x}}$	n<0 (%)	$\bar{x}$ $s_{\bar{x}}$
aq.bidest	59	-0.0777^{a} 0.0044	0		100	-0.0777^{a} 0.0044
15%-Saccharose	65	-0.0117^{b} 0.0059	46	0.0266^{a} 0.0036	54	-0.0446^{b} 0.0065
ohne Aminosäuren	62	$-0.0623^{a,c}$ 0.0073	17	0.0267^{a} 0.0076	83	-0.0816^{a} 0.0059
Glutamin	36	$-0.0471^{a,c}$ 0.0268	39	0.0278^{a} 0.0051	61	-0.0842^{a} 0.0059
Glutamin + Asparagin	80	$0.0057^{b,c}$ 0.0069	66	0.0356^{a} 0.0035	34	-0.0530^{b} 0.0175

Wurde Glutamin in einer Konzentration zugesetzt, die der der Aminosäuren entsprach, dann änderte sich nichts in der Höhe der Gewichtsverluste, bzw. Gewichtszunahmen, aber es verloren weniger Tiere (60%) an Gewicht. Diese Diät war also attraktiver als die aminosäurefreie Diät. Die Attraktivität wurde erhöht, wenn 20 % der Glutaminkonzentration

durch Asparagin ersetzt wurde. Nur 30 % der Versuchstiere verloren in diesem Versuch an Gewicht, und dieser Gewichtsverlust war dem der Saccharosediät sehr ähnlich, lag also deutlich niedriger als bei den übrigen Mangeldiäten. Die bessere Eignung zeigte sich auch bei denen, die an Gewicht zunahmen, denn zumindest tendenziell lag die Gewichtszunahme über der der übrigen Mangeldiäten. Trotzdem konnte diese Diät eine Standarddiät nicht ersetzen, denn die relativen Wachstumsraten waren nur etwa halb so hoch wie bei den Volldiäten (Tab. 27).

4.2. Wachstum in Abhängigkeit von der Aminosäurekonzentration

Die Düngungsversuche haben gezeigt, daß eine dreimal höhrere Stickstoffdüngung die Konzentration der freien Aminosäuren im Fahnenblatt auf mehr als das doppelte erhöht. Eine solche Veränderung in der Aminosäurekonzentration hatte aber keinen Einfluß auf die Reproduktionsrate der auf diesem Pflanzenorgan parasitierenden *M.dirhodum*. Auf künstlichen Diäten sollte daher getestet werden, wie eine Erhöhung der Aminosäurekonzentration auf die relativen Wachstumsraten der Bleichen Getreideblattlaus wirkt.

Eine Verdoppelung der Aminosäurekonzentration in der Diät führte nicht zu einer höheren Wachstumsrate während des vierten Larvenstadiums. (Tab. 27). Auf diesen Diäten mit einer Aminosäure-Konzentration von 2.45 (Standard) bzw. 4.9 kam es im Gegensatz zu den Mangeldiäten fast durchgängig zu positiven Wachstumsraten. Die Blattläuse waren bis auf vereinzelte Ausnahmen immer auf den Diäten anzutreffen. Eine 7.3%-Aminosäurekonzentration dagegen setzte die Qualität der künstlichen Diät drastisch herab. Die Blattläuse saßen so gut wie nie auf dem Diätstropfen und verloren fast alle an Gewicht.

Tab. 27: relative Wachstumsraten von L4-Larven von *Metopolophium dirhodum* in Abhängigkeit von der Aminosäure-Zusammensetzung Gruppen mit gleichem Buchstaben in einer Spalte unterscheiden sich nicht, die übrigen bei $p<0.001$ voneinander (U-Test)

Aminosäure-konzentration	n	$\bar{x}$ $s_{\bar{x}}$	n>0 (%)	$\bar{x}$ $s_{\bar{x}}$	n<0 (%)	$\bar{x}$ $s_{\bar{x}}$
2.45	74	0.0709[a] 0.0054	100	0.0709[a] 0.0054		
4.9 (AS)	33	0.0817[a] 0.0068	100	0.0817[a] 0.0068		
4.9 (AS+GLN)	37	0.0709[a] 0.0075	91	0.0709[a] 0.0057	9	-0.0374 0.0175
7.3	20	-0.0865[a] 0.0011	5	0.0509	95	-0.0847 0.0168

IV. DISKUSSION

1. Methodenkritik

Bei der Planung von Experimenten, die den Einfluß von Düngung auf Kulturpflanzen und ihre Schädlinge untersuchen, stellt sich immer wieder die Frage, ob sie im Feld oder unter Konstantbedingungen durchgeführt werden sollen. Für Freilandversuche spricht eine größere Praxisnähe. Häufig treten dort aber große Schwierigkeiten auf, da es sich um ein offenes System handelt, dessen Faktoren schwer beeinflußt werden können (man denke nur an das Wetter, das schon manchen Versuchsansatz zum Scheitern verurteilt hat). Auch ist die Untersuchung des Einflusses von Nährstoffen auf die Pflanze bzw. ihre Parasiten kaum zu standardisieren, da eine Nährstoffverteilung weder horizontal noch vertikal gleichmäßig verläuft und auch die Bodenqualität eine wichtige Rolle spielt.

Versuche unter Konstantbedingungen (Gewächshaus bzw. Klimakammer) beseitigen manche der angesprochenen Probleme. So können Lichteinstrahlung, Luftfeuchtigkeit sowie die Temperatur reguliert werden, Nährstoffe können gezielt verabreicht werden und werden in Topfversuchen nicht ausgewaschen. Vor allem für biochemische Analysen scheint also eine Durchführung solcher Versuche unter Konstantbedingungen dringend angeraten.

Ich habe die freien Aminosäuren in Weizenpflanzen untersucht, weil überprüft werden sollte, inwieweit eine Stickstoffdüngung zu einer Veränderung der Konzentration dieser N-Verbindungen in der Wirtspflanze führt und ob derartige Veränderungen eine Wirkung auf die parasitierenden Blattläuse haben. Dabei wurde Pflanzengewebe analysiert, obwohl Blattläuse bekanntermaßen an Phloemzellen saugen. Deshalb wäre eine Analyse des Phloemsaftes vorzuziehen, wie dies z.B. von Mittler (1958b), Barlow & Randolph (1978), Osmers (1979), Mentink et al., (1984) Kuo-Sell (1987) praktiziert wurde. Diese Methode ist aber apparativ wesentlich aufwendiger.

Nach van Emden (1966, 1977b) besteht für Blattgewebe, das sich weder

in einer aktiven Wachstumsphase noch im Stadium der Seneszens befindet, eine recht gute Korrelation zwischen dem Gehalt an freien Aminosäuren im Phloemsaft und ihrer Konzentration in den umliegenden Zellen. Die im Mesophyll grüner Blätter gebildeten Aminosäuren werden entweder schnell über die Leitbahnen abtransportiert oder in Protein umgewandelt. Von daher erscheint es zumindest für diese Stadien zulässig, die aufwendigere Phloemsaftanalyse durch die Untersuchung von Gewebeextrakten zu ersetzen, wie dies auch von zahlreichen anderen Autoren getan wurde (Auclair et al., 1957; Maltais & Auclair, 1962; Helal & Mengel, 1968; Scheffer & Lorenz, 1968; van Emden & Bashford, 1971; Jäger, 1975; van Emden, 1977b; Kowalski & Visser, 1983; Prestidge & McNeill, 1983; Jansson & Smilowitz, 1986). Dagegen erscheint es mir zu ungenau, nur den Gesamtstickstoffgehalt zu bestimmen, ohne ihn näher zu analysieren, wie dies teilweise getan wird (Dixon, 1963; Daniels et al., 1968; Harper & Kaldy, 1978; Kaldy & Harper, 1979; Vereijken, 1979).

Die Entwicklung künstlicher Diäten hat es ermöglicht, Blattläusen definierte Nahrung anzubieten und so die Bedeutung einzelner Komponenten näher zu untersuchen. Zu fragen ist aber, inwieweit derartige Versuche die Situation an der Pflanze widerspiegeln. Es gelingt selten (eine Ausnahme ist *Acyrthosiphon pisum*), eine Diät herzustellen, deren Nahrungsqualität mit der von Pflanzen vergleichbar ist (Akey & Beck, 1975). Meistens bleiben Aphiden auf Diäten deutlich kleiner und produzieren weniger Nachkommen als auf Pflanzen (Dadd, 1965). Llewellyn und Leckstein (1978) haben gezeigt, daß die Energienutzung der Nahrung sich bei *Aphis fabae* stark verändert, wenn die Blattläuse statt auf einer Pflanze auf einer künstlichen Diät gehalten werden. Nur für sehr wenige Aphidenarten ist es bisher gelungen, mehrere Generationen über einen längeren Zeitraum auf künstlichen Diäten zu züchten (für eine Übersicht siehe Kloft & Kunkel, 1985). Dabei hat sich auch gezeigt, daß die Diäteignung verschiedener Klone einer Art recht unterschiedlich sein kann (Hubert-Dahl, 1973). Ob diese Unterschiede genetischer Natur sind oder ob die Blattläuse jeweils unterschiedlich mit Symbionten ausgestattet sind, ist bis jetzt nicht geklärt.

Es gibt folgende wichtige Unterschiede zwischen den natürlichen Bedingungen und einer künstlichen Diät. Phloemzellen stehen im Gegensatz zu

künstlichen Diäten unter hohem Druck (15-30 atm, Dixon, 1975b). Deswegen sind Aphiden auch nicht im eigentlichen Sinne Phloemsauger, sondern eher Phloembibitoren, da sie nicht aktiv saugen (Strümpel, 1983). Auf künstlichen Diäten dagegen müssen sie die Nahrung aktiv aufnehmen. Weitere Unterschiede sind in dem unterschiedlichen ph-Werten zu suchen. So ist Phloemsaft meist alkalisch. Im basischen Milieu fallen aber viele Substanzen aus, weshalb künstliche Diäten oft leicht sauer angesetzt werden (Kunkel, 1977). Der Tag- und Nachtrhythmus von Pflanzen hat ebenfalls einen entscheidenden Einfluß auf die Konzentration von Kohlenhydraten in Blättern sowie im Phloem, was sich in der Nahrungsaufnahme der Blattläuse (Morvan, 1987), ihrer Hämolymph-Zusammensetzung (Cull & van Emden, 1977), sowie der Honigtau-Zusammensetzung (Hertel & Kunkel, 1977) widerspiegelt. Dieser Tag-Nacht-Rhythmus kann in künstlichen Diäten nicht ohne weiteres nachgeahmt werden.

Trotz dieser Einschränkungen sind künstliche Diäten ein wertvolles Mittel, um unter Konstantbedingungen Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie von Blattläusen durchzuführen, wie im vorliegenden Fall demonstriert wurde. Sie bieten z.B. den großen Vorteil, daß die Zusammensetzung der Nahrung reproduzierbar ist und nicht durch die Aphiden selbst beeinflußt wird, wie das in der Pflanze geschieht (Dixon, 1975b). Auch ist eine gezielte Veränderung einzelner Faktoren wesentlich einfacher als an Pflanzen. Werden diese z.B. durch Düngung manipuliert, so werden gleichzeitig der Gehalt an Kohlenhydraten, die Stickstoffverbindungen, die Härte des Gewebes oder auch der Gehalt an Salzen in den behandelten Pflanzen verändert (van Emden & Wearing, 1965).

Ich untersuchte den Lipidgehalt von Blattläusen, um Informationen über die Höhe der Energiereserven zu erhalten. Im Gegensatz zu anderen Tieren speichern Insekten v.a. Triglyceride (Downer, 1985). Strong (1963) analysierte die Fette von Aphiden und stellte folgende Zusammensetzung fest: Triglyceride 80.8%, Phospholipide 1.5%, Monoglyceride 0.95%, Sterole 0.86%, freie Fettsäuren 2.8%. Es kann daher wohl davon ausgegangen werden, daß es sich auch bei den von mir extrahierten Lipiden zum überwiegenden Teil um Triglyceride handelt.

2. Stickstoffdüngung und freie Aminosäuren in der Wirtspflanze

Die Wirkung von Stickstoffdünger auf die Konzentration an freien Aminosäuren in pflanzlichen Geweben ist nicht einheitlich. Harrewijn (1978) verglich den Aminosäuregehalt von Kartoffelpflanzen, die entweder keinen oder die Menge an Stickstoff, die üblicherweise ausgebracht wird, erhielten. Gedüngte Pflanzen enthielten fast doppelt so viele Aminosäuren wie ungedüngte. Dagegen konnten Jansson & Smilowitz (1986) keinen solchen Zusammenhang zwischen dem Aminosäuregehalt in den Blättern von Kartoffelpflanzen und der Menge des ausgebrachten Stickstoffdüngers feststellen. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Koritsas und Garsed (1985). Eine Verfünffachung des eingesetzten Düngers verdoppelte zwar die Menge des Stickstoffs in Blättern von Rosenkohl, auf die Konzentration der freien Aminosäuren hatte die Behandlung jedoch keinen Einfluß. Auch ich konnte in Freilandversuchen keine eindeutige oder gerichtete Veränderung des Aminosäuregehaltes von Winterweizenpflanzen durch Stickstoffdüngung feststellen, obwohl der Nitratgehalt an der Basis des Halmes mit steigender N-Düngung zunahm. Parallel zu den Freilanduntersuchungen wurden Topfversuche im Phytotron durchgeführt. Unter diesen Bedingungen war der Aminosäuregehalt sowohl in Fahnenblättern als auch in der Ähre nach Stickstoffdüngung erhöht, wobei vor allem die Konzentration von proteinogenen Aminosäuren höher war als die von nichtproteinogenen Substanzen. (Da es sich hierbei um Einzeluntersuchungen handelt, müssen die Ergebnisse mit großer Vorsicht interpretiert werden.)

Helal und Mengel (1968) untersuchten den Einfluß von Stickstoffdüngung auf die löslichen Aminoverbindungen in ganzen Pflanzen von Sommerweizen bis zum Zeitpunkt des Ährenschiebens. Die Erhöhung der Düngermenge wirkte sich vor allem auf Glutaminsäure aus, aber auch die Konzentration der übrigen Aminosäuren war mit der Menge des ausgebrachten Düngers korreliert. Dieses Ergebnis wird zum Teil durch meine Untersuchungen an Sommerweizen bestätigt. Fahnenblätter und Ähren enthielten umso mehr freie Aminosäuren, je höher die Menge des eingesetzten Düngers war. Dabei unterschied sich die Gesamtkonzentration zwischen Fahnenblatt und Ähre nicht, wie dies z.B. von Vereijken (1979) postuliert wird. Das Muster unterschied sich nicht signifikant zwischen den

Düngungsstufen. Dies ist vor allem unter dem Gesichtspunkt interessant, daß nicht nur die Gesamtkonzentration eine Rolle spielen kann, sondern daß die verschiedenen Aminosäuren eine unterschiedliche Wirkung auf Blattläuse haben können. Die Konzentrationen von Aminosäuren mit einem positiven Effekt wurden nämlich ebenso erhöht wie die mit einem negativen.

3. Stickstoffdüngung und Entwicklung von Blattläusen

Untersuchungen im Rahmem der biologischen Schädlingskontrolle von Blattläusen haben mehrere Schwerpunkte. Zum einen wird die Beziehung zwischen Antagonisten und Schädlingen analysiert, um Bedingungen schaffen zu können, in denen letztere unter der wirtschaftlichen Schadensschwelle gehalten werden können. Zum anderen wird das Verhältnis zwischen Wirt und Parasit untersucht. Dabei leisten auch grundlegende Untersuchungen einen wichtigen Beitrag darin, die Beziehung besser zu verstehen und die Faktoren herauszukristallisieren, die eine Pflanze "anfällig" bzw. "resistent" machen. Eines der Fernziele kann z.B. der gezielte Anbau "resistenter" Sorten sein (van Emden & Wearing 1965; Bintcliffe & Wratten, 1980; Eenink & Dieleman, 1982; Sotherton & van Emden 1982; Morvan, 1987). Außerdem wird untersucht, inwieweit Anbaumaßnahmen wie z.B. Stickstoffdüngung dazu führen, daß Kulturpflanzen eher von Schädlingen befallen und gegen diesen Befall anfälliger werden.

Wie die verschiedenen Untersuchungen zeigen, ist der Einfluß des Düngers keineswegs einheitlich. Zum einen führt nicht jede Steigerung der Aufwandmenge zu einer Förderung von Aphiden. Verschiedene Blattlausarten, die an der gleichen Pflanze parasitieren, reagieren unterschiedlich auf derartige Behandlungen des Wirtes. Gibt es eine fördernde Wirkung auf Aphiden, so kann sie unterschiedlich sein. Einerseits kann die Besiedlung der Wirtspflanzen gefördert werden, andererseits das Populationsswachstum der Parasiten erhöht werden. Dewar (1980) und Kowalski & Visser (1983) beobachteten, daß sich *M.dirhodum* früher auf solchen Winterweizenpflanzen niederließ, die mit hohen Mengen an Stickstoff behandelt waren, das Populationswachstum war allerdings unabhängig von der Behandlung des Wirtes. Auch Hanisch

(1980) stellte nur einen teilweise fördernden Einfluß von N-Düngung auf die Populationsentwicklung der Bleichen Getreideblattlaus fest. Diese früheren Untersuchungen werden durch meine Ergebnisse bestätigt, denn die Reproduktionsrate von *M.dirhodum* auf Sommerweizen erwies sich als unabhängig vom Düngungsgrad der Wirtspflanze. Alle diese Versuche wurden an älteren Pflanzen durchgeführt. Thornback (1983) dagegen, der den Einfluß von Stickstoffdünger an jungen Weizenpflanzen testete, beobachtete, daß *Metopolophium dirhodum* auf stark gedüngten Pflanzen eine kürzere Generationsdauer und eine höhere Reproduktionsrate hatte als auf kaum gedüngten Pflanzen. Derartige Unterschiede in den Ergebnissen können dadurch erklärt werden, daß sich Anfälligkeit oder Resistenz mit dem Alter der Pflanze häufig verändern (van Emden & Bashford, 1971; Lowe, 1974; Dewar, 1977; Llewellyn & Qureshi, 1978; Watt, 1979; Bintcliffe & Wratten, 1980).

Bei *Sitobion avenae*, die ebenfalls an Getreide parasitiert, konnte in fast allen bisher untersuchten Fällen ein fördernder Einfluß von Stickstoffdüngung festgestellt werden (Baran, 1971; Hinz & Daebeler, 1976; Vereijken, 1979; Hanisch, 1980; Kowalski & Visser, 1983). Nur Erlingson (1983) stellte fest, daß eine erhöhte Stickstoffdüngung sich zwar fördernd auf den Pilzbefall und die Parasitierung der Wirtspflanze durch *Rhopalosiphum padi* auswirkte, die Abundanz von *Sitobion avenae* aber unbeeinflußt ließ. Vereijken (1979) beobachtete, daß die Mortalität von *S.avenae* auf den am stärksten gedüngten Pflanzen so hoch war, daß trotz einer größeren Wachstumsrate der Population die Biomasse nach drei Wochen niedriger war als bei den übrigen Düngungsstufen. Offensichtlich folgt die Wirkung der Menge des eingesetzten Düngers einer Optimumskurve, denn während eine Steigerung von 0 bis 180kg N/ha zu einer Förderung der Populationsentwicklung führte, nahm diese bei 200kg N/ha wieder ab (Hanisch, 1980). Ähnliches fanden auch Jansson & Smilowitz für *Myzus persicae* auf Kartoffeln (1986). Pflanzen können nur eine bestimmte Menge an Stickstoffdünger umsetzen. Wird diese überschritten, können für Blattläuse toxische Konzentrationen an Ammoniumionen auftreten (Jungk, 1967). Aber auch zu hohe Konzentrationen an Aminosäuren selbst können einen negativen Effekt haben, wie u.a. durch meine Untersuchungen an künstlichen Diäten gezeigt werden konnte, die die Resultate von Mittler (1967) und Mittler & Kleinjan (1970) bestätigen.

Nach Vereijken (1979) und Hanisch (1980) reagieren die Getreideblattlausarten *M.dirhodum* und *S.avenae* also unterschiedlich auf die Behandlung der Wirtspflanzen mit verschieden hohen Düngermengen. Ein unterschiedlicher Anspruch der Arten wird auch daran deutlich, daß *M.dirhodum* bevorzugt am Fahnenblatt saugt, *S.avenae* dagegen an der Ähre. Ähnliche Ergebnisse liegen auch für *Brevicoryne brassicae* und *Myzus persicae* vor, die beide an Kohl parasitieren (van Emden, 1966; van Emden & Bashford, 1971; van Emden, 1977b). *Brevicoryne brassicae* reagiert weniger stark auf die Behandlung der Pflanzen mit Stickstoffdünger als *Myzus persicae*. Offensichtlich ist die polyphage Art *Myzus persicae* besser in der Lage, ein reiches Stickstoffangebot auszunutzen. Blattläuse dieser Art bevorzugen ältere und seneszente Blätter, die von *Brevicoryne brassicae* dagegen junge (van Emden & Wearing, 1965).

4. Freie Aminosäuren als Nahrungsfaktor für Blattläuse

Die Wirtseignung von Pflanzen für Aphiden wird durch viele Faktoren bestimmt. Es ist sicher unbestritten, daß Aminosäuren eine wichtige Rolle spielen, denn in ihrer Nahrung kommen sie z.B. verglichen mit Kohlenhydraten in relativ geringen Mengen vor (Ziegler, 1975; Mattson, 1980). Wie andere Tiere sind Blattläuse nicht in der Lage, alle Aminosäuren selber zu synthetisieren. Zehn Aminosäuren sind für das optimale Wachstum von Ratten essentiell : Arginin, Histidin, Isoleucin, Leucin, Lysin, Methionin, Phenylalanin, Threonin, Tryptophan, Valin. (Rose et al., 1948). Nach House (1965) gilt dies auch für die meisten Insekten. *Acyrthosiphon pisum* benötigt zusätzlich Cystein (Retnakaran & Beck, 1968) . Für *Myzus persicae* sind die publizierten Daten nicht einheitlich, wobei dies auch von der Untersuchungsmethode abhängt. Strong und Sakamato (1963) bestätigten durch Versuche mit radioaktiv markierter Glucose-U-^{14}C, die oben angegebenen und zusätzlich Tyrosin als essentiell, da in diesen Aminosäuren keine Radioaktivität gefunden wurde. Dadd und Krieger (1968) dagegen stellten fest, daß sich die Nahrungsqualität nur dann dramatisch verschlechterte, wenn der künstlichen Diät Methionin, Isoleucin oder Histidin fehlte. Auch Mittler (1971) fand einen ähnlichen Effekt bei diesen Substanzen und Lysin. Möglich wäre, daß eine unterschiedliche Ausstattung mit Symbionten

bzw. eine unterschiedliche Wirkung der Diät auf die Symbionten die abweichenden Ergebnisse erklären.

Blattläuse zeichnen sich wie andere Tiere (Mattson, 1980) durch einen sehr hohen Stickstoffgehalt aus. Untersuchungen vom N-Gehalt am Trockengewicht haben folgende Werte ergeben: *A.pisum* 8.9% (Harper & Kaldy, 1978), *M.dirhodum* 6.3% (Kaldy & Harper, 1979), *Schizaphis graminum* 7% (Daniels et al., 1968), *Sitobion avenae* 6.6% (Vereijken, 1979). Diesen Stickstoff können sie praktisch nur in Form von Aminosäuren aufnehmen. Auch dies ist ein Hinweis auf die Wichtigkeit der freien Aminosäuren in der Wirtspflanze.

Es gibt theoretisch verschiedene Möglichkeiten, welche Rolle der Konzentration der freien Aminosäuren in der Beziehung Pflanze-Blattlaus zukommt. Es ist vorstellbar, daß nur die Gesamtkonzentration von Bedeutung ist. So war die Wachstumsrate einer Population von *Myzus persicae* positiv mit dem Gehalt an freien Aminosäuren in Kartoffelblättern korreliert (Jansson & Smilowitz, 1986). Auch das Verhältnis von proteinogenen zu nichtproteinogenen Aminosäuren kann einen Einfluß ausüben (Jördens-Röttger,1979; Kowalski & Visser, 1983). Denkbar ist, daß eine zu geringe Konzentration von essentiellen Aminosäuren im Phloemsaft einen stärkeren Einfluß auf die Blattläuse ausübt als wenn nicht-essentielle Aminosäuren kaum vorhanden sind. Schließlich ist vorstellbar, daß stickstoffhaltigen Substanzen, die am Anfang eines Stoffwechselweges stehen, deshalb eine besonders große Bedeutung zukommt, weil durch sie der evtl. Mangel anderer Substanzen leichter ausgeglichen werden kann, da sie in diese umgebaut werden können. Dabei kommen vor allem die Amide in Betracht. Maltais & Auclair (1962) stellten abgeschnittene Erbsenblätter in eine Lösung aus Glutamin und Asparagin und wiesen nach, daß sich die Wachstumsrate von *Acyrthosiphon pisum* im Verhältnis zur Kontrolle erhöhte, während andere Aminosäuren bis auf Homoserin kaum eine Wirkung zeigten. Die Amide sowie Leucin und Valin wurden in erhöhter Konzentration im Saft der Pflanze, in der Hämolymphe und dem Honigtau der Blattlaus wiedergefunden. Außerdem wurde Asparaginsäure, Glutaminsäure und Serin in verstärkter Menge in der Hämolymphe und im Honigtau nachgewiesen, ein Hinweis darauf, daß die Amide in Aminosäuren umgebaut wurden. Verschiedentlich wurde nachgewiesen, daß Aminosäuren unterschiedlich wirken, einige

haben einen phagostimulierenden, andere einen phagodeterrenten Effekt (Leckstein & Llewellyn, 1974; Srivastava & Auclair, 1975; Srivastava et al., 1983). Die relativen Wachstumsraten von *Myzus persicae* waren positiv korreliert mit der Konzentration von Amiden, Glutaminsäure und Phenylalanin, aber negativ mit Prolin und GAB. Entsprechende Experimente wurden auch an *Brevicoryne brassicae* durchgeführt. Hier hatte nur Threonin einen fördernden Einfluß (van Emden & Bashford, 1969). Während also ein Einfluß von einzelnen Komponenten auf die Blattläuse festgestellt werden konnte, galt dies nicht für die Gesamtkonzentration der Aminosäuren. In späteren Versuchen bestätigten van Emden & Bashford (1976), daß es keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen der Gesamtkonzentration und den Wachstumsraten von *Myzus persicae* und *Brevicoryne brassicae* gibt. Resistente Pflanzen, auf denen die Blattläuse schlechter wuchsen, enthielten halb so viele Aminosäuren wie anfällige. Aber beide Arten entwickelten sich auf intakten Blättern von anfälligen Pflanzen besser als auf Blattscheiben, die doppelt so viele Aminosäuren enthielten. Außerdem war die relative Wachstumsrate von *Brevicoryne brassicae* auf Blattscheiben von anfälligen Pflanzen genauso hoch wie auf resistenten, die nur 1/10 so viele Aminosäuren enthielten wie die anfälligen. Auch in meinen Versuchen wirkte eine Erhöhung der Konzentration der freien Aminosäuren nicht fördernd auf *Metopolophium dirhodum*, denn die Zahl der Nachkommen in der ersten Woche war bei allen Düngungsvarianten gleich. Aus dem oben gesagten ergeben sich verschiedene Interpretationsmöglichkeiten: zum einen ist es möglich, daß die Konzentration der freien Aminosäuren sich bei dieser Blattlausart allgemein nicht limitierend auswirkt, weil sie Regulationsmöglichkeiten hat, ein unterschiedliches Angebot auszugleichen. Zum zweiten ist möglich, daß die Wirkung der Aminosäurekonzentration auf die Aphiden die Form einer Sättigungskurve hat. Wird die Konzentration im oberen Bereich erhöht, hat dies auf den Parasit keinen Effekt. Es ist drittens auch theoretisch vorstellbar, daß die fördernde Wirkung einzelner Komponenten dadurch wieder aufgehoben wurde, daß die Konzentration von "schädlichen" Aminosäuren ebenfalls erhöht war. Eine vierte Möglichkeit wäre, daß durch die Düngung andere Faktoren beeinflußt wurden, die nicht untersucht wurden und daß diese nivellierend wirkten. So spielt z.B. auch das Verhältnis von freien Aminosäuren zu Kohlenhydraten eine Rolle (Hanisch, 1980; Morvan, 1987).

5. Reaktion von Blattläusen auf die Nahrungsqualität

5.1. Befall in Abhängigkeit von der Wirtseignung

Blattläuse reagieren unterschiedlich auf die Qualität der Pflanzen. Sie befallen von ihnen als ungeeignet erkannte Wirte nicht bzw. verlassen sie nach einigen Probestichen wieder. Die Besiedlung von Kulturpflanzen durch Emigranten übt einen entscheidenden Einfluß auf die Abundanz der Schädlinge aus. Wipperfürth (1983) konnte zumindest in einem Versuchsjahr einen Unterschied im Populationsmaximum zwischen Winterweizenparzellen mit und ohne Untersaat auf einen unterschiedlichen Initialbefall zurückführen. Kowalski und Visser (1983) stellten fest, daß *Metopolophium dirhodum* Winterweizenpflanzen, die im Frühjahr eine zusätzliche Stickstoffdüngung erhalten hatten, früher besiedelte als solche, bei denen diese Behandlung nicht durchgeführt worden war. Die Düngung resultierte in einem herabgesetzten Verhältnis von nichtproteinogenen zu proteinogenen Aminosäuren, was möglicherweise die Attraktivität des Wirtes erhöhte. Auch für aptere Morphen von *M.dirhodum* konnte in meinen Versuchen nachgewiesen werden, daß sie einen ungeeigneten Wirt nicht annehmen. Es zeigte sich, daß nur ein Teil der auf Komposterdepflanzen aufgezogenen und nach der Imaginalhäutung auf Sandpflanzen umgesetzten Blattläuse sich auf dem neuen Wirt niederließ.

5.2. Nahrungsaufnahme und Wachstum in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität

Nach dem Niederlassen gibt es für Blattläuse verschiedene Möglichkeiten, auf ein unterschiedliches Nahrungsangebot zu reagieren. *Tuberolachnus salignus* nahm umso mehr Nahrung auf, je weniger Stickstoff im Phloemsaft von *Salix acutifolia* enthalten war (Mittler, 1958b). Eine verstärkte Nahrungsaufnahme bei Mangelernährung ist aber offensichtlich nicht immer möglich. An resistenten Pflanzen wird die Nahrungsaufnahme reduziert (Bintcliffe & Wratten, 1980; Morvan 1987; Spiller & Llewellyn, 1987). Dies deutet darauf hin, daß die Pflanze einen Einfluß auf die Nahrungsaufnahme der Blattlaus haben kann. Möglicherweise sind in solchen Fällen phagodeterrente Stoffe in zu hoher bzw. phago-

stimulierende Substanzen in zu geringer Konzentration vorhanden, wie dies z.B. von Morvan (1987) postuliert wird. So ist denkbar, daß eine Verbindung besteht zwischen der Unterernährung von *Aphis faba* an einer resistenten Bohnenpflanze und der Tatsache, daß diese im Phloemexudat mehr GAB und weniger Methionin als die anfällige Sorte enthält.

Die Bestimmung von relativen Wachstumsraten, also die Gewichtszunahme in einer bestimmten Zeit, wird als ein wichtiger Parameter bei der Bewertung von Nahrungsaufnahme und Verwertung angesehen (Slansky & Scriber, 1985). Auch bei Blattläusen wird dieser Parameter bestimmt, um den Einfluß von Nahrungsqualität und Aufnahmerate zu untersuchen (van Emden, 1969). Zumindest zum Teil wird die Nahrungsaufnahme der Aphiden durch die Nahrungsqualität gesteuert. So kann eine suboptimale Ernährung durch eine vermehrte Nahrungsaufnahme oder eine geringere Exkretionsrate ausgeglichen werden. Eine Regulation ist aber nur bis zu einem gewissen Ausmaß möglich, darüberhinaus sinken die Wachstumsraten.

Die Entwicklung von Larven zu Adulten ist bei Insekten im Normalfall mit Wachstum verbunden (Slansky & Scriber, 1985). Wird durch Aufnahme und Verwertung von Nahrung eine "kritische" Körpergröße bzw. eine bestimmte relative Gewichtszunahme erreicht, kommt es zu einer Ecdysis (Nijhout 1975; Nijhout 1979; Jones et al. 1981). Diese Art der Häutungssteuerung trifft für Blattläuse nicht zu, wie Dixon et al. (1982) gezeigt haben. So hat im letzten Larvenstadium von *Aphis fabae* die Wachstumskurve eine sigmoide Form. Das bedeutet, daß auch wenn bei einer Mangelernährung der Zeitpunkt der letzten Häutung für eine bestimmte Zeit verzögert wird, die Larven in dieser Zeit nicht wachsen, da die relative Wachstumsrate gegen Null geht. So ist auch zu erklären, daß selbst unter Nahrungsentzug das letzte Larvenstadium von *M. dirhodum* nicht verlängert wird. Bemerkenswert ist, daß in diesem Fall die Larven die Larvalentwicklung beenden und die Imaginalhäutung durchführen, obwohl sie an Gewicht verlieren. Es handelt sich hier um ein Beispiel, bei dem Entwicklung und Wachstum entkoppelt sind.

Junge *Myzus persicae*-Larven können eine Mangelernährung während der frühen Entwicklung nicht kompensieren. Die relativen Wachstumsraten von Nymphen, die vorher auf Zucker oder Blattstückchen gehalten worden

waren, lagen weit unter denen der Kontrollgruppe (van Emden, 1977b). Die Ergebnisse wurden von van Emden mit einer Verhaltensänderung erklärt, die bewirkt, daß die Blattläuse anschließend weniger Phloemsaft saugen. Zum gleichen Schluß kommen auch Leather et al. (1983), die ein hohe Mortalität von *Aphis fabae* auf eine Störung bei der Nahrungsaufnahme nach einer Hungerphase zurückführen. Getreideblattläuse der Art *Metopolophium dirhodum* dagegen, die gehungert hatten, nahmen im Vergleich zu Kontrolltieren wesentlich stärker an Gewicht zu, wenn sie auf für sie optimale Wirte umgesetzt wurden. Offensichtlich ist *M. dirhodum* im Gegensatz zu den zwei anderen Blattlausarten in der Lage, den während einer Hungerperiode erlittenen Substanzverlust durch eine verstärkte Nahrungsaufnahme ausgleichen, wenn sie anschließend auf eine Pflanze höherer Qualität gesetzt wird. Eine derartige Verhaltensweise wurde auch für Larven von *Hyalophora cecropia* (Grabstein & Scriber, 1982) und Adulte von *Epilachna varivestis* (Jones et al., 1981) und *Oncopeltus fasciatus* (Slansky & Scriber, 1985) gefunden.

Da sich die Blattläuse, die während der gesamten Larvalentwicklung auf Sandpflanzen gehalten worden waren, im Vergleich zu Hungertieren nicht im gleichen Maße erholten, kann geschlossen werden, daß die Wirkung einer Mangelernährung während der gesamten Larvalzeit größer ist als eine Hungerperiode im letzten Larvenstadium. Dies wird noch deutlicher, wenn man für die Berechnung der relativen Wachstumsrate nicht nur die Gewichtszunahme der Mutter berücksichtigt, sondern auch das Gewicht der in dieser Zeit abgelegten Larven. Hier unterschieden sich Kontrolltiere und die Tiere, die auf Sand gehalten worden waren, nicht, während die Larven, die während des vierten Stadiums gehungert hatten, eine deutlich höhere Wachstumsrate hatten.

5.3. Abhängigkeit des Lipidgehaltes von der Nahrungsqualität

Blattläuse nehmen eine fast lipidfreie Nahrung zu sich (Ziegler, 1975). Die bei ihnen oft sehr hohen Mengen an Körperfett können also nicht direkt aus Nahrungskomponenten aufgebaut werden, sondern müssen aus Kohlenhydraten umgebaut worden sein. Nun ist Phloemsaft ausgesprochen kohlenhydratreich, und die Umwandlung von Kohlenhydraten in Lipide ist nicht sehr aufwendig (Keeley, 1985). Von daher ist es schwer

vorstellbar, daß eine Mangelernährung zu einem Mangel an Lipid bei Blattläusen führt. Als einziger stellte Cockbain (1961b) einen Zusammenhang zwischen der Nahrungsqualität und dem Lipidgehalt von *Aphis fabae* fest, denn Tiere von verschiedenen Wirtspflanzen enthielten auch unterschiedliche Mengen an Lipid. Es wäre auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß unter ungünstigen Lebensbedingungen auf Kosten der Reproduktion Reservestoffe eingelagert werden. Wenn dies zuträfe, sollten kleinere Individuen von *Metopolophium dirhodum*, die auf Sandpflanzen gehalten worden waren, einen höheren Fettgehalt haben als die Tiere, die auf Komposterdepflanzen gehalten worden waren. Für den relativen Anteils des Lipids am Trockengewicht trifft dies tatsächlich zu. Bezieht man das Lipid auf das Frischgewicht, ergeben sich zwischen beiden Gruppen allerdings keine Unterschiede. Es wird im Allgemeinen davon ausgegangen, daß letztere Bezugsgröße nicht so zuverlässig ist, da sie von tageszeitlichen Schwankungen in der Nahrungsaufnahme und Exkretion abhängig ist (Jackson & Armold, 1977). Es ist aber zu fragen, ob dies in allen Fällen zutrifft. Der relative Anteil von Lipid am Trockengewicht von schlecht ernährten Aphiden ist zwar höher als der von Kontrolltieren, geht aber mit einem niedrigeren Anteil des Trockengewichts am Frischgewicht einher. Daraus ist wohl der Schluß zu ziehen, daß der relative Anteil der Lipide bei beiden Gruppen ähnlich ist, also unabhängig von der Nahrungsqualität, daß aber Tiere, die auf Sandpflanzen gehalten wurden, weniger lipidfreie Substanzen eingelagert haben. Dabei könnte es sich um Proteine handeln, deren Anteil am Trockengewicht in den Bereichen 5-13% liegt (Grüber, 1982) oder auch um Kohlenhydrate, obwohl ihr Anteil am Trockengewicht nach Kaldy und Harper (1979) relativ niedrig ist (2.58 %).

6. Ernährungskontrolle mittels künstlicher Blattlausdiäten

Es zeigte sich, daß eine 15%-Zuckerlösung für L4-Larven von *Metopolophium dirhodum* deutlich attraktiver als reines Wasser ist. Dieselbe phagostimuliende Wirkung wurde auch von anderen Autoren gefunden (Mittler & Dadd, 1962; Moon, 1967; Harrewijn & Noordink, 1971; Srivastava & Auclair, 1971). Interessant ist, daß sich die Qualität der Diät deutlich verschlechterte, wenn der Zuckerlösung Vitamine und Nährsalze zugesetzt wurden. Mir liegen aus der Literatur keine Vergleichswerte vor. Die einzige Erklärung wäre, daß Ascorbin, das auch

in der Diät enthalten ist, auch auf *M.dirhodum* eine phagodeterrente Wirkung hat, wie dies für *Aulacorthum circumflexus* nachgewiesen ist (Ehrhardt, 1968b). Es ist also möglich, daß eine Diät, die außer Saccharose u.a. auch diese Substanz enthält, deshalb von den Blattläusen weniger gut angenommen wird. Der Zusatz von Glutamin erhöht den Nährwert der Diät nur geringfügig und auch die Nahrungsqualität einer Mischung aus Glutamin und Asparagin liegt weit unter der einer Volldiät. Die Amide sind also nicht, wie van Emden (1973) annahm, in der Lage, ohne weiteres alle anderen Aminosäuren zu ersetzen. Im Vergleich zu allen Mangeldiäten führt eine Standarddiät zu wesentlich höheren relativen Wachstumsraten von *Metopolophium dirhodum*. Es konnte gezeigt werden, daß es einen Konzentrationsbereich gibt, in dem eine Veränderung der Aminosäurekonzentration keinen Einfluß auf das Wachstum von *Metopolophium dirhodum* hat. Zu ähnlichen Ergenissen kamen auch Mittler & Kleinjan (1970) für *Myzus persicae* und Auclair (1976) *für Acyrthosiphon pisum*. Bei allen drei Blattlausarten lag dieser Bereich zwischen 2 und 4%. Eine weitere Erhöhung der Konzentration verschlechterte in allen Fällen die Eignung der Diät, wobei dies bei *Metopolophium dirhodum* besonders ausgeprägt war, denn eine Diät mit einem Gehalt an 7.3% Aminossaäuren erwies sich als ebenso ungeeignet wie Mangeldiäten und führte zu Gewichtsverlusten. Dies spricht dafür, daß ein derartig hoher Gehalt an Aminsosäuren auf Blattläuse toxisch wirkt, es also einen optimalen Konzentrationsbereich gibt.

7. Generationsdauer, Mortalität und Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität

Das Populationswachstum von Blattläusen wird im Wesentlichen beeinflußt durch die Generationsdauer, die Mortalitätsrate und die Reproduktionsrate. Diese Parameter sollen im Folgenden diskutiert werden.

7.1. Generationsdauer in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität

Die Generationsdauer wird allgemein als sehr wichtig für das Populationswachstum angesehen, denn je früher die nächsten Nachkommen produziert werden, desto schneller kann die Population wachsen (Wyatt & White, 1977). Nach Dixon (1985) hat die Generationsdauer einen größe-

ren Einfluß auf die Wachstumsrate der Population als die Zahl der Nachkommen. Die Generationsdauer ist u.a. von der Temperatur abhängig (Dean, 1974). Aber auch die Nahrungsqualität kann einen Einfluß darauf haben. So benötigte *Aphis fabae* auf einer resistenten *Vicia faba*-Sorte mehr Zeit bis zum ersten Larvenabsatz als auf einer anfälligen (Morvan, 1987). Die Generationsdauer von *Metopolophium dirhodum* dagegen erwies sich als unabhängig von den Aufzuchtbedingungen. Dies ist möglicherweise typisch für diese Art, denn Spiller und Llewellyn (1986) kamen zu ähnlichen Ergebnissen. Sie verglichen die Entwicklungszeit der gleichen Art auf diploidem *Triticum monococcum* und hexaploiden *Triticum aestivum*. Auch bei diesen Versuchen entwickelten sich die Blattläuse auf den verschiedenen Weizenarten ähnlich schnell, hatten aber ein unterschiedliches Adultgewicht und eine unterschiedlich große Zahl an Nachkommen. Bemerkenswert ist, daß auch unter Streßbedingungen der Zeitpunkt des ersten Larvenabsatzes bei *Metopolophium dirhodum* nicht verzögert war. Bei *Drepanosiphum platanoides* dagegen wurde durch Temperaturstreß die Generationsdauer verlängert (Wellings & Dixon, 1983).

Die Fortpflanzungsleistung der Tiere, die gehungert hatten, wird umso erstaunlicher, wenn man berücksichtigt, daß die Energiereserven der Mutter fast vollständig abgebaut sind, die aufgenomme Nahrung also praktisch direkt für die Produktion der Nachkommen verwendet wird, ohne vorher gespeichert zu werden. Aber auch Randolph et al. (1975) zeigten, daß unter günstigen Bedingungen bei *Acyrthosiphon pisum* nur 9% der Energie, die für die Reproduktion benötigt wird, aus gespeicherter Energie stammen, 91% wird direkt aus der aufgenommen Nahrung verwendet.

7.2. Mortalität in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität

Ein vorzeitiges Absterben von Blattläusen, die ihre angelegten Nachkommen noch nicht abgesetzt haben, kann zu einer Verringerung des Populationsanstieges führen; deshalb sollte die Mortalitätsrate immer mitberücksichtigt werden (Taylor, 1975). So beobachtete Vereijken (1979) bei *S.avenae* zwar einen Anstieg der Reproduktionsrate auf gedüngtem Weizen, gleichzeitig starben die Tiere aber auch früher, was

die Biomasse dieser Versuchsgruppe im Vergleich zu den übrigen verringerte.

M. dirhodum zeigte sich erstaunlich widerstandsfähig gegenüber Nahrungsentzug im letzten Larvenstadium, denn die Mortalitätsrate war sehr niedrig. Auch aptere und alate Larven von *Aphis fabae* überlebten vier Tage ohne Nahrung unter ähnlichen Versuchsbedingungen relativ gut (Hardie, 1985), wobei sich die alaten Morphen als anfälliger erwiesen. Die Toleranz gegen Hunger zeigte sich auch bei adulten *M.dirhodum* und *S.avenae*, denn die Blattläuse überstanden zwei Tage ohne Nahrungsaufnahme ohne Probleme. Andere Autoren stellten eine höhrere Empfindlichkeit der Aphiden fest, so Ward & Dixon (1982) bei *Megoura viciae* und Weber (1982) u.a. auch bei den von mir untersuchten Getreideblattlausarten. Leather et al. (1983) beobachteten, daß 60% der adulten *Aphis fabae* nach zwei Tagen ohne Nahrung starben. Da sich dieselben Blattlausarten in verschiedenen Versuchen als unterschiedlich anfällig erwiesen, kann nicht davon ausgegangen werden, daß abweichende Strategien vorliegen. Eine mögliche Ursache für die verschiedenen beschriebenen Empfindlichkeiten der Blattläuse ist die unterschiedliche Versuchstemperatur. Hardie (1985) und auch ich führten die Versuche bei 15°C durch, die anderen Autoren bei mindestens 20°C.

Der Stoffwechsel von poikilothermen Tieren ist bei niedrigerer Temperatur herabgesetzt (Downer, 1981). Es ist also möglich, daß Blattläuse unter diesen Bedingungen weniger anfällig gegenüber Nahrungsentzug sind .

Für Blattläuse, die während der Entwicklung auf Kompostpflanzen gehalten worden waren, war eine Sandpflanze offensichtlich ein wenig geeignetes Substrat. Nur wenige überlebten die Übertragung, und die Überlebenden verloren stark an Gewicht. Die hohe Mortalität, die bei keiner anderen Versuchsanordnung auftrat, ist darauf zurückzuführen, daß viele Aphiden sich nicht auf den Pflanzen niederließen. Aber auch bei denen, die auf dem Blatt saßen, ist es möglich, daß sie weniger saugten und daß die kleineren Phloemzellen weniger und qualitativ schlechtere Nahrung boten. Die Blattläuse, die auf Komposterdepflanzen gehalten worden waren, waren doppelt so schwer wie die von Sandpflanzen. Es ist also auch möglich, daß sie zu groß waren und mit ihren Mundwerk-

zeugen Phloemzellen verletzten, so daß die Pflanze keine Nahrung liefern konnte.

Für andere Insektenarten wurde ein direkter Zusammenhang zwischen Fettgehalt und der Widerstandsfähigkeit gegen Nahrungsentzug nachgewiesen. So konnten Weibchen von *Aedes solicitans* so lange ohne Nahrung gehalten werden, bis sie praktisch kein Fett mehr enthielten (van Handel & Lum 1961). Die von mir untersuchten Arten zeigen allerdings nicht im gleichen Maße einen Zusammenhang zwischen der Energiereserve und der Toleranz gegenüber Nahrungsentzug , denn obwohl Individuen beider Spezies einen ähnlichen Fettgehalt aufwiesen, der im Vergleich mit den übrigen untersuchten Arten mit fast 40%/Trockengewicht recht hoch war, war die Mortalität von *M.dirhodum* höher als die von *S.avenae*. Für *S.avenae* liegen keine Vergleichswerte vor. *M.dirhodum* wies auf Hafer einen Fettgehalt von 32 % auf (Kaldy & Harper, 1979).

Die Resultate bezüglich der unterschiedlichen Mortalitätsrate zwischen beiden Blattlausarten werden auch durch Untersuchungen von Weber (1982) unterstützt, wobei die Übertragung ihrer Ergebnisse auf meine etwas problematisch ist, da sie alate *S.avenae* und aptere *M.dirhodum* untersuchte und davon ausgegangen werden kann, daß alate und aptere Morphen unterschiedlich empfindlich gegen Nahrungsentzug sind (Hardie, 1985).
Beide Blattlausarten sind im Feld sehr beweglich (Dean, 1973, Lowe, 1985). Apterae bleiben durchschnittlich drei Tage auf dem Halm, auf dem sie geboren wurden (Cannon, 1982). Ein hoher Fettgehalt, v.a. im Soma, kann also von Vorteil sein, um Fastenperioden zu überleben, die dann eintreten, wenn Blattläuse ihren alten Wirt verlassen und einen neuen suchen. Mit dieser Strategie verbunden ist die Fähigkeit, einen Substanzverlust durch eine verstärkte Nahrungsaufnahme auf der neuen Pflanze auszugleichen, wie von mir gezeigt werden konnte.

7.3. Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität

7.3.1. Zusammenhang zwischen Zahl der Ovariolen und Reproduktionsrate

Die Arbeitsgruppe um Dixon hat in den vergangenen Jahren zahlreiche Untersuchungen an verschiedenen Aphidenspezies über die Zahl der Ovariolen durchgeführt (Dixon 1976; Dixon & Wratten 1971; Dixon & Dharma 1980; Wellings et al. 1980). Diese kann bei manchen Spezies und Generationen sehr variabel sein. Fundatrices von *M.dirhodum* haben bis zu 20, alate Exules dagegen nur vier Ovariolen. Ein möglicher Zusammenhang zwischen der Anzahl der Ovariolen und der Reproduktionsrate wurde untersucht und diskutiert (Wellings et al., 1980). Die Autoren stellten fest, daß Generationen mit mehr Ovariolen auch mehr Nachkommen produzierten.

Auch innerhalb einer Generation hatten Individuen mit einer größeren Anzahl von Ovariolen eine höhere Reproduktionsrate als die mit einer kleineren (Wellings et al., 1980). Es konnte aber keine Abhängigkeit vom Adultgewicht festgestellt werden. Dieses steht vielmehr in enger Korrelation mit der Nahrungsqualität, d.h. eine hohe Qualität führt zu schwereren Blattläusen und vice versa (Dixon, 1985). Daraus kann geschlossen werden, daß die Zahl der Ovariolen festgelegt ist und nicht durch die während der Entwicklung aufgenommene Nahrung beeinflußt wird. Zu anderen Ergebnissen kamen Wiktelius & Chiverton (1985), die bei *Rhopalosiphum padi* feststellten, daß Blattläuse, die auf für sie ungeeigneten Wirten gehalten wurden, Ovariolen zurückbildeten.

Walters & Dixon (1983) untersuchten den Zusammenhang zwischen der Zahl der Ovariolen und der Widerstandsfähigkeit gegen Nahrungsentzug. Alate *S.avenae* wurden bis zu sechs Tage ohne Nahrung gehalten und anschließend die Zahl der Ovariolen bestimmt. Tiere mit acht Ovariolen überstanden die Hungerperiode offensichtlich besser als die mit zehn, denn mit zunehmender Dauer der Hungerperiode stieg ihr Anteil an den Überlebenden. Bei dieser Art gibt es also einen Gegensatz zwischen der Investition in die Nachkommen und der Widerstandsfähigkeit gegenüber Nahrungsentzug. Auch in diesem Fall konnte kein Zusammenhang mit den Fettreserven hergestellt werden, denn es gab keine Korrelation zwi-

schen dem Lipidgehalt der Blattläuse und der Zahl ihrer Ovariolen.

Zu fragen ist, ob die Zahl der Ovariolen wirklich so bedeutend für die Reproduktionsrate ist und ob Aphiden nicht noch eine andere Strategie verfolgen. Bei *Schizaphis graminum* z.B. sind die Reproduktionsorgane zum Zeitpunkt der Geburt fast vollständig angelegt (Oseto & Helms, 1971). Unter derartigen Voraussetzungen ist eine Veränderung der Reproduktionsrate, die über die Zahl der Ovariolen gesteuert wird, innerhalb einer Generation nur so möglich, daß angelegte Ovariolen zurückgebildet werden. Auf diese Weise kann ausschließlich eine Anpassung an verschlechterte Nahrungsbedingungen erfolgen, nicht aber an bessere. Wiktelius und Chiverton fanden dies für *Rhopalosiphum padi* (1985). Sie postulieren, daß die Zahl der Ovariolen eine direkte Reaktion auf die Nahrungsqualität ist und während der Ontogenese reguliert werden kann.

Unabhängig von Versuchsbedingung und Gewicht hatten alle Adulte von *Metopolophium dirhodum* dieselbe Zahl von Ovariolen, d.h. daß keine Ovariolen während der Entwicklung zurückgebildet wurden. Damit unterstützen die Ergebnisse die These, daß die Reproduktion nicht über die Zahl der Ovariolen beeinflußt wird. Eine Regulierung der Reproduktion, die über eine Anpassung der Ovulationsrate, der Entwicklungsgeschwindigkeit von Oocyten und Embryonen, das Gewicht bzw. die Größe der Nachkommen, läuft, ist viel flexibler, ermöglicht es den Aphiden, auf eine Verbesserung der Nahrung rasch zu reagieren und wirkt sich in derselben Generation aus, während eine Regulation über die Zahl der Ovariolen erst in der Tochtergeneration zum Tragen kommen kann.

7.3.2. Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität während der Larvalentwicklung

M.dirhodum reagierte auch auf extreme Nahrungsverhältnisse nicht mit einer Resorption von Ovariolen. Dagegen ist die Zahl der angelegten Embryonen bei präreproduktiven Adulten abhängig von der Nahrungsqualität während der Entwicklungszeit, d.h. schwerere Mütter haben auch mehr und größere Embryonen. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch andere Autoren (Murdie, 1969, Dixon & Wratten, 1971, Dixon, 1985).

Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryonen von *Metopolophium dirhodum* ist dagegen unabhängig vom Zustand der Wirtspflanze und wird nur während einer Hungerperiode verlangsamt. Bei präreproduktiven Adulten von *M. dirhodum* waren die basalen, d.h. ältesten Embryonen alle ähnlich weit entwickelt, und 80%, also der größte Teil, werden auch in den ersten 24 Stunden der Reproduktionsphase abgelegt. Die Entwicklung verläuft hier synchron, wie dies auch Uichanco (1924) fand. Allerdings variiert die Zahl der Oocyten und Embryonen zwischen den Ovariolen. Meine Untersuchungen bestätigen damit die Befunde von Lees (1959), Bruslé (1962), sowie Elliott & McDonald (1976).

Das Gewicht der erstgeborenen Larven ist mit dem Gewicht der präreproduktiven Mütter korreliert (Murdie, 1969, Dixon & Wratten, 1971). Dies trifft auch auf *M.dirhodum* zu. Wie Dixon (1985) gezeigt hat, sind größere Nachkommen von *Aphis fabae* weniger anfällig für Nahrungsstreß als kleine. Mackauer (1973) wies nach, daß größere Aphiden seltener von der Schlupfwespe *Aphidius smitii* parasitiert wurden. Die Ablage größerer Nachkommen ist auch insofern von Vorteil, weil nach Murdie (1969) z.B. für *Acyrthosiphon pisum* eine Korrelation zwischen dem Geburtsgewicht und dem Adultgewicht besteht. Diese Beziehung gilt nur für die erstgeborenen Larven (Murdie, 1969). Deshalb kann angenommen werden, daß Aphiden, die während des vierten Larvenstadiums gehungert hatten, und zu Beginn der Reproduktionsphase kleinere Nachkommen produzierten als Kontrolltiere, sich in einem solchen Ausmaß erholten, daß bei später geborenen Larven kein Unterschied mehr zu Kontrolltieren bestand.

Wie bei *Acyrthosiphon pisum* (Murdie, 1969), *A.fabae* (Dixon & Wratten 1971; Taylor 1975), *Drepanosiphum platanoides* (Dixon, 1970), *Rhopalosiphum padi* (Dixon, 1976) ist die Reproduktionsrate von *Metopolophium dirhodum* mit dem Adultgewicht korreliert. Dieser Zusammenhang ist dann nicht mehr gültig, wenn sich die Nahrungsqualität ändert. So waren Individuen von *M.dirhodum*, die gehungert hatten und solche, die auf Sand gehalten worden waren, nach der Imaginalhäutung halb so schwer wie Kontrolltiere und produzierten in der ersten Woche weniger Nachkommen als Kontrolltiere. Aber Blattläuse, die gehungert hatten, holten den Rückstand auf, so daß nach drei Wochen kein Unterschied in der Zahl der Nachkommen bestand. Diese Anpassung an eine verbesserte

Nahrungsqualität kann nur durch eine im Vergleich zu den übrigen Gruppen verstärkte Ovulationsrate erfolgen. Die Fähigkeit, auch als Adulte zu ovulieren, ist nicht für alle Aphidenarten nachgewiesen und weist damit *M.dirhodum* als besonders flexibel aus (Lees, 1959; Taylor, 1975; Dixon & Dharma, 1980).

7.3.3. Reproduktion in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität während der Reproduktionsphase

Auch bei dem Wechsel von einer günstigen zu einer ungünstigen Nahrungsquelle tritt ein Fall auf, wo Adultgewicht und Reproduktionsrate nicht gekoppelt sind. Eine Mangelernährung während der Reproduktionsphase ermöglicht es nur, eine begrenzte Anzahl von Embryonen auch so weit zu entwickeln, daß sie geboren werden können, unabhängig davon, wieviele in den frischgehäuteten Adulten enthalten waren. Die tatsächliche Reproduktionsrate ist in diesem Fall geringer als die potentielle. Es ist davon auszugehen, daß weniger Ovulationen stattfanden und daß möglicherweise auch Embryonen resorbiert wurden.

Wird Getreideblattläusen zu Beginn der Imaginalzeit die Nahrung entzogen, so beeinflußt eine bis zu zweitägige Hungerperiode die Reproduktionsrate nicht, wenn die Tiere anschließend auf für sie günstige Pflanzen umgesetzt werden. Schon nach einem Tag konnten in den Röhrchen Nachkommen gefunden werden, daß heißt diese Blattläuse benötigen für den Larvenabsatz keine Pflanze als Stimulus. Lowe (1985), der ähnliches fand, erklärt diese Reproduktionsstrategie damit, daß *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae* im Feld sehr beweglich sind und nur kleine Kolonien bilden (Dean, 1973). Im Gegensatz zu Aphidenarten, die dichte Kolonien bilden und deren Wirte weiter auseinanderliegen können als in einem dichten Getreidefeld, ist es für sie nicht unbedingt von Vorteil, die Larven solange zu behalten, bis sie einen neuen Wirt finden.

7.3.4. Bedeutung von Lipid für die Reproduktion

Lipide spielen für die Reproduktion eine wichtige Rolle. Deshalb enthalten z.B. auch bei manchen Insektenarten Weibchen mehr Fett als Männchen (Gilbert, 1967b). Nicht immer wird bei Nahrungsentzug das vorhandene Fett als Energiespeicher benutzt. So resorbieren z.B. Hymenopterenweibchen unter solchen Bedingungen die sich entwickelnden Oocyten, und sind deshalb weniger anfällig gegen Nahrungsentzug als Männchen (Grosch, 1950; King & Hopkins, 1963.) Hemipteroidea haben eine andere Strategie. So entwickelte *Pyrrhocoris apterus* während einer Hungerperiode die Gonaden, während gleichzeitig der Fettkörper abgebaut wurde (Martin, 1969). Dies konnte auch bei *Metopolophium dirhodum* beobachtet werden. Der Fettkörper von Blattläusen, die während des letzten Larvenstadiums gehungert hatten, war stark reduziert. Während die Embryonen wuchsen und sich entwickelten, wurde fast 50 % des maternalen Lipides metabolisiert. Davon wurde nur ein sehr kleiner Teil in die Gonaden transportiert.

Wie dieser Transport genau vor sich geht, ist bis heute ungeklärt. Während des Prävitellogenesestadiums konnten Lipidtropfen in den Nährsträngen des telotrophen Ovars nachgewiesen werden (Couchman & King, 1979; Büning, 1985). Aber auch anschließend nehmen die Embryonen Lipide auf, wobei den parthenogenetischen Morphen das Vitellogenesestadium fehlt (Büning, 1985). Während des letzten Larvenstadiums, das vor allem durch die Entwicklung und das Wachstum der größeren Embryonen gekennzeichnet ist, verdoppeln die Gonaden die Lipidmenge.

Liquido & Irwin (1986) fanden bei alaten *Rhopalosiphum maidis* eine niedrige aber signifikante Korrelation zwischen dem Lipidgehalt und der Anzahl der Embryonen pro Tier. Schwerere Tiere, die mehr Embryonen enthielten, enthielten auch relativ mehr Fett als leichtere.

Es wäre möglich, daß bei unterschiedlichen Lebensbedingungen die Aufteilung der Resourcen unterschiedlich abläuft. Die Reproduktionsrate von *Metopolophium dirhodum*, die auf Sandpflanzen gehalten worden waren, war geringer als die von Kontrolltieren. Es wäre nun denkbar, daß die kleineren Individuen stattdessen größere Energiereserven anlegen würden, als Schutz vor zu erwartenden gleichbleibend ungünstigen Le-

bensbedingungen. Die relativen Anteile von Gonaden und Soma am Trokkengewicht sind aber, wie aus Tab. 27 hervorgeht, unabhängig vom Zustand der Wirtspflanze. Daraus kann gefolgert werden, daß *Metopolophium dirhodum* gleichmäßig in Nachkommen und Energiereservoir investiert. Das spiegelt sich auch in der Verteilung von Lipid und lipidfreien Substanzen in Gonaden und Soma wieder, wobei auch keine Unterschiede zwischen Blattläusen festzustellen war, die auf Pflanzen unterschiedlicher Qualität aufgezogen worden waren.

Tab. 28: Vergleich verschiedener Parameter zwischen Individuen von *M.dirhodum*, die während der Larvalzeit unterschiedlich ernährt wurden

	Mangelernährung	ausreichende Ernährung
Zahl der Embryonen	<	
Größe der bas. Embronen	<	
rel.Anteil Gonaden/TG	=	
Lipid/TG	>	
Lipid/FG	=	
Lipid/Gonaden	=	
Lipid/Soma	=	

7.3.5. Regulation der Reproduktion durch Juvenilhormon

Von einigen Insektenarten ist bekannt, daß Hungern die Aktivität der Corpora allata reduziert (Khan et al., 1982; Pipa, 1982). Bei *Periplaneta americana* führte der erniedrigte Juvenilhormontiter, der nach Nahrungsentzug auftrat, zu einem verringerten Wachstum der Oocyten (Pipa, 1982). Über die entsprechenden Steuerungsvorgänge bei Aphiden weiß man bis heute sehr wenig. Die Untersuchungen von Hardie (1981) und Hardie & Lees (1985) haben gezeigt, daß Juvenilhormon auf die Gonaden wirkt. So produzierten Gynopare nach einer topikalen Applikation mit Juvenilhormon statt oviparer vivipare Nachkommen.

Hardie (1985) konnte auch zeigen, daß durch Nahrungsentzug ähnliche Effekte hervorgerufen werden wie durch Precocen, das das Corpus allatum angreift, andererseits aber auch einen fraßabschreckenden Effekt hat (Azambuja et al, 1982). Alate von *Aphis fabae* produzierten ovipare Töchter nach einer Hungerperiode oder nach einer topikalen Applikation von Precocen. Eine ähnliche Wirkung war bei meinen Versuchen nicht zu erwarten, da dies nur bei alaten Morphen auftreten kann, ich aber ausschließlich aptere Aphiden untersucht habe. Trotzdem ist es möglich, daß Wachstum und Entwicklung der Embryonen auch bei *Metopolophium dirhodum* auf ähnliche Weise beeinflußt werden. Während einer Hungerperiode könnten Differenzierung und Funktion der Gonaden aufgrund eines veränderten Juvenilhormontiters verlangsamt werden. Hierzu wurden jedoch keine Experimente oder Analysen durchgeführt.

8. Fazit und Ausblick

Wie der Vergleich von Blattläusen, die entweder auf Gerstenpflanzen hoher oder niedriger Qualität gezogen wurden, zeigt, reagiert *Metopolophium dirhodum* je nach Nahrungsangebot sehr unterschiedlich. Bei einer niedrigeren Qualität der Nahrungsquelle sind frischgeschlüpfte Adulte halb so schwer und erzeugen weniger Nachkommen als unter optimalen Bedingungen. Die Nahrungsqualität hat also auf das Wachstum und die Reproduktion einen entscheidenden Einfluß. Es ist davon auszugehen, daß auf ungedüngten Gerstenpflanzen die Blattläuse weniger Nahrung aufgenommen haben als auf gedüngten, wobei die limitierenden Faktoren nicht bestimmt werden konnten.

Weder auf einer künstlichen Diät, deren Aminosäurekonzentration verdoppelt war, noch auf Sommerweizenpflanzen, in deren Fahnenblättern die Konzentration der freien Aminosäuren nach Düngung mehr als verdoppelt war, konnte ein fördernder Effekt auf das Wachstum bzw. die Reproduktion der Blattläuse festgestellt werden. Diese Ergebnisse können so interpretiert werden, daß ein Bereich ausgewählt wurde, in dem eine Konzentrationsveränderung keinen wesentlichen Einfluß auf Wachstum bzw. Fortpflanzung hat. Gegen diese Hypothese spricht, daß weder die Reproduktionsrate auf Sommerweizenpflanzen noch die Wachstumsraten auf Diäten optimal waren, Steigerungen also möglich gewesen wären. Mir erscheint plausibler, daß zumindest *bei Metopolophium di-*

rhodum die Aminosäurekonzentration nur eine untergeordnete Rolle spielt in der Beziehung Pflanze-Blattlaus. Zu ähnlichen Schlüssen kam auch Hanisch (1980). Daraus kann nicht gefolgert werden, daß dieser Faktor generell eine untergeordnete Rolle spielt, sondern nur, daß er zumindest nicht für alle Blattlausarten gleich wichtig ist (van Emden & Wearing, 1965).

Weitere Faktoren, die für andere Blattlausarten von Bedeutung sind, sind z.B. die Beschaffenheit der Pflanzenoberfläche (Thomson, 1963; Jördens-Röttger, 1979). Eine ganz wichtige Rolle dürften die sekundären Pflanzenstoffe spielen. Dazu gehören Phenole (Dreyer & Jones, 1981), aber auch Hydroxamsäure (Argandona et al., 1980; Argandona et al., 1983) und Sinigrin (van Emden, 1966; Nault & Styer, 1972). Hanisch (1980) konnte die Resistenz von Weizenpflanzen durch Applikation von Silikat erhöhen (1980). Campbell et al. (1986) zeigten, daß die Polysaccharide in der Zellwand der Pflanzen von Bedeutung sind. Für *Metopolophium dirhodum* konnte nachgewiesen werden, daß die Blattläuse an resistenten Weizenarten größere Schwierigkeiten hatten, die Phloemzellen zu finden (Spiller & Llewellyn, 1987). Auch die Größe der Zelle dürfte eine Rolle spielen. So bietet das Anstechen größerer Phloemzellen den Blattläusen die Möglichkeit, pro Zeiteinheit mehr Nahrung aufzunehmen als bei kleineren Zellen. Damit verbunden muß aber die Fähigkeit der Pflanze sein, Zellsaft aus umliegenden Zellen nachzuliefern. So nimmt z.B. eine adulte *Drepanosiphum platanoides* 20.6 µl Saft pro Tag auf, das entspricht 5150 Siebelementen, L1-Larven immerhin noch ein Drittel dieser Menge (Dixon, 1975b). Es wäre vorstellbar, daß ungedüngte Gerstenpflanzen im Gegensatz zu gedüngten nicht in der Lage sind, ausreichend Nahrung für saugende Blattläuse nachzuliefern.

Abschließend bleibt festzustellen, daß wir bis jetzt noch weit davon entfernt sind, die Beziehung Pflanze-Blattlaus im Detail zu verstehen. Es ist davon auszugehen, daß nicht nur ein Faktor dieses Wirt-Parasit-Verhältnis bestimmt, sondern mehrere. In diesem Rahmen sind auch meine Untersuchungen zu sehen, die gezeigt haben, daß Aminosäuren nicht der einzige limitierende Faktor sind, oder daß ihnen zumindest nicht immer die Bedeutung zukommt, die oft angenommen wird. Deshalb wäre es wünschenswert, in einer größeren Arbeitsgruppe die angesprochenen Faktoren gemeinsam zu untersuchen, wie dies z.B. in der Arbeitsgruppe

Poehling getan wird. Auch die Wirkung von Stickstoffdünger auf die freien Aminosäuren in Weizenpflanzen bedarf noch weiterer umfassender Bearbeitung. So könnten vergleichend verschiedene Düngerarten (langsamwirkende, Harnstoffdünger, Nitratdünger, Ammoniumnitrat) einzeln und in Kombinationen mit praxisüblichen Behandlungen wie Fungizidspritzungen und Herbizidaufwendungen, Halmverkürzern etc. untersucht werden. Wünschenswert wären auch Analysen der im Feld vorliegenden Bedingungen hinsichtlich der Physiologie der Wirtspflanze in ausgesprochenen Gradationsjahren der Getreideblattläuse.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Blattläuse gehören seit einigen Jahren zu bedeutenden Schädlingen in der Landwirtschaft. Sie sind aber auch wegen ihrer komplizierten Fortpflanzungsbiologie interessant. In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, diese beiden Aspekte zu verbinden.

So wurde der Zusammenhang zwischen Stickstoffdüngung, der Versorgung von Winterweizenpflanzen (*Triticum aestivum*) mit Nitrat, sowie dem Gehalt an freien Aminosäuren im Gewebe von Fahnenblättern und Ähren untersucht. Obwohl der Nitratgehalt an der Basis der Pflanzen mit zunehmender Stickstoffdüngung anstieg, machte sich dies in Freilandversuchen nicht in einer eindeutigen und gerichteten Veränderung der Aminosäurekonzentration in den oberen Pflanzenteilen bemerkbar. Unter Konstantbedingungen in der Klimakammer dagegen war vor allem der Gehalt an proteinogenen Aminosäuren im Gewebe von Fahnenblättern und Ähren erhöht.

Sommerweizen (*Triticum aestivum*) der Sorte Selpek wurde in Topfversuchen unter Konstantbedingungen mit einer Menge an Kalkammonsalpeter behandelt, die 60, 120, bzw. 180 kg N/ha entsprach. Die Düngungsintensität beeinflußte die Konzentration an freien Aminosäuren im Gewebe von Fahnenblättern und Ähren. Pflanzen der höchsten Düngungsstufe enthielten 2.5 mal so viel (202 mMol/g Trockengewicht) Aminosäuren wie die der niedrigsten Düngungsstufe (86 mMol/g Trockengewicht). Eine Düngung der Pflanzen mit 120 kg N/ha führte zu einer Konzentration von 137 mMol/g TG. Ähnliches wurde in der Ähre gefunden. Die Konzentration an freien Aminosäuren in Pflanzen, die mit 180 kg N/ha gedüngt worden waren, war dreimal höher (238mMol g/TG) als in denen, die mit 60 kg N/ha behandelt worden waren (76 mMol/g TG). Eine Verdoppelung der Düngermenge von 60 auf 120 kg N/ha erhöhte die Konzentration nur geringfügig (96 mMol/g TG). Die unterschiedliche Düngung hatte keinen Einfluß auf die Zusammensetzung des Aminosäurepools.

Die Zahl der Nachkommen in der ersten Woche der Reproduktionsphase erwies sich bei *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) als unabhängig vom Stadium des Sommerweizens und der Behandlung der Wirtspflanze mit

unterschiedlichen Mengen an Stickstoffdünger.

L 4- Larven von *Metopolophium dirhodum* nahmen nur dann an Gewicht zu, wenn ihnen eine künstliche Diät angeboten wurde, die das komplette Aminosäurespektrum, Saccharose, Vitamine sowie Mineralsalze enthielt. Eine Verdoppelung der Aminosäurekonzentration von 2.45% auf 4.5% erhöhte die relativen Wachstumsraten nicht. Eine Diät mit einem 7.3% Aminosäure-Gehalt erwies sich als ebenso ungeeignet für die Blattläuse wie Mangeldiäten, denen die Aminosäuren ganz fehlten bzw. die statt des kompletten Aminosäurespektrums nur Glutamin oder Glutamin und Asparagin enthielten. Blattläuse auf diesen Diäten nahmen nicht zu, sondern verloren in fast allen Fällen an Gewicht.

Für Untersuchungen über den Einfluß der Nahrungsqualität auf die Reproduktion von Blattläusen wurde *Metopolophium dirhodum (Wlk.)*, auf jungen Gerstenpflanzen (*Hordeum vulgare*, Sorte Trumpf) verschiedener Qualität bzw. ohne Nahrung während des letzten Larvenstadiums oder in den ersten Tagen als Imagines gehalten. Als Maß für die Reproduktionsfähigkeit wurden die Gonaden von frischgehäuteten L4-Larven und Adulten analysiert und die Zahl der Nachkommen bestimmt.

Metopolophium dirhodum erwies sich als sehr widerstandsfähig gegenüber Nahrungsentzug während des vierten Larvenstadiums, da die meisten Blattläuse (97%) diese Behandlung bis zum Adultstadium überlebten. Die Generationsdauer war unabhängig von den Versuchsbedingungen. Hungertiere häuteten sich zum gleichen Zeitpunkt wie Kontrolltiere und auch der Larvenabsatz war nach einer Hungerperiode nicht verzögert. Während der Hungerperiode wuchsen die Embryonen und entwickelten sich, wenngleich auch langsamer und in geringerem Maße als bei Kontrolltieren. Der Fettgehalt des Somas der Mutter nahm in dieser Zeit um fast 50% ab. Adulte hatten nach der Hungerperiode einen reduzierten Fettkörper. Larven, die gehungert hatten, konnten ihren Gewichtsverlust durch eine verstärkte Nahrungsaufnahme nach der Übertragung auf eine kräftige Pflanze ausgleichen. Sie verdoppelten ihr Gewicht innerhalb von einer Woche.

Blattläuse, die während des letzten Larvenstadiums oder bis zu zwei Tage nach der Imaginalhäutung gehungert hatten, produzierten gleich

viele Nachkommen in den ersten drei Wochen wie Kontrolltiere. Die Wirkung von Nahrungsstreß auf die Reproduktion ist am Anfang der Larvalentwicklung höher als im letzten Larvenstadium, denn die Reproduktionsrate von Blattläusen, die während der gesamten Larvalentwicklung auf Pflanzen niedriger Qualität gehalten worden waren, war geringer.

Blattläuse, die von einer Pflanze hoher auf eine niedriger Qualität umgesetzt wurden, hatten eine hohe Mortalitätsrate und genauso viele Nachkommen wie Tiere, deren Nahrungsqualtität gleichbleibend gering war. Die Reproduktionsrate war also nicht immer mit dem Gewicht von frischgehäuteten Müttern korreliert, sondern im wesentlichen von der Qualität der Wirtspflanze während der Reproduktionsphase abhängig. *Metopolophium dirhodum* reagierte hinsichtlich ihrer Reproduktion recht flexibel auf Veränderungen der trophogenen Bedingungen, und zwar als Larven ebenso wie als Adulte. Sie überstehen kurze Hungerperioden und können sich an eine Verbesserung der Nahrungssituation durch verstärktes Wachstum anpassen und die Reproduktionsrate durch Ovulationen während der Reproduktionsphase angleichen.

Lipide sind für Insekten gleichermaßen als Energiereservoir wie auch für die Reproduktion wichtig. Deshalb wurde der Fettgehalt während der Ontogenese in Abhängigkeit von der Nahrungsqualität untersucht. L1-Larven hatten 26 % Lipid/ Trockengewicht, L4-Larven und präreproduktive Adulte ca. 38%. Während einer Hungerperiode nahm der relative Lipidgehalt auf 31 % ab. Blattläuse, die auf Pflanzen niedriger Qualität gehalten worden waren, hatten einen etwas höheren Fettgehalt (43%), bezogen auf das Trockengewicht. Der relative Anteil vom Fett am Frischgewicht erwies sich als unabhängig von der Qualität der Wirtspflanze.

In einer vergleichenden Untersuchung wurde die Anfälligkeit der Getreideblattlausarten *Metopolophium dirhodum* und *Sitobion avenae* gegenüber Nahrungsentzug nach der Imaginalhäutung untersucht. Individuen beider Spezies überstanden eine bis zu zweitägige Hungerperiode ohne Probleme. Nach sechs Tagen lebten noch 60 % Adulte von *Sitobion avenae*, allerdings nur 30% von *Metopolophium dirhodum*. Diese unterschiedliche Widerstandsfähigkeit gegen Nahrungsentzug kann nicht auf

einen unterschiedlichen Fettgehalt zurückgeführt werden, der in beiden Fällen recht ähnlich war (36%. bzw. 38%)

SUMMARY

For some years aphids have been one of the most important pests in agriculture. Furthermore, they are of interest because of their complicated reproductive biology. In this study, I tried to combine these two aspects.

The relation between nitrogen manuring, nitrate supply of winter wheat plants (*Triticum aetivum*) as well as the free amino acids in flag leaves and ears was analysed. In field trials, the raised nitrate content at the basis of the plants did not result in a marked change of the amino acid concentration and pattern of upper plant parts. Under constant conditions in a phytotron however, especially the concentration of protein amino acids in the tissue of flag leaves and ears was increased.

In pot trials under constant conditions spring wheat (*Triticum aestivum*, cv. Selpek) was treated with an amount of ammonium nitrate equivalent to 60, 120 and 180 kg N/ha. There was a relation beween the quantity of applied fertilizer and the free amino acid content in tissue of flag leaves and ears. Plants dressed with the highest amount of nitrogen contained 2.5 times more free amino acids in their flag leaves (202 mMol/g dry weight) than the slightly fertilized ones (86 mMol/g dry weight). A treatment with 120 kg N/ha resulted in a concentration of 137 mMol/g dry weight in flag leaves. A similar situation occurred in the ear. The concentration of free amino acids in the tissue of plants treated with 180 kg N/ha was three times higher (238 mMol/g dry weight) as in the one treated with 60 (76 mMol/g dry weight). Duplicating the amount of fertilizer from 60 to 120 kg N/ha did not greatly increase the amino acid concentration (only to 96 mMol/g dry weight). The different amounts of fertilizer did not in-

fluence the pattern of the amino acid pool.

The number of offspring of *Metopolophium dirhodum* in the first week of reproduction was independent of plant stage and treatment of the spring wheat with different amounts of nitrogen fertilizer.

L4-larvae of *Metopolophium dirhodum* only gained weight on an artificial diet containing sucrose, vitamins and mineral salts as well as the complete amino acid pattern. Inncreasing the amino acid concentration from 2.45% to 4.5% of the amino acid concentration did not enhance relative growth rate. A diet containing 7.3% amino acids was just as unsuitable as deficiency diets lacking completely amino acids or containing only glutamine or glutamine and asparagine instead of all amino acids. Aphids on these diets did not gain weight but lost it in most cases.

To investigate the influence of nutritional quality on reproduction in the rose-grain aphid (*Metopolophium dirhodum*, Wlk.) it was reared on barley seedlings (*Hordeum vulgare*, cv. Triumph) of different nutritional quality or starved either during the last instar or the first days of adulthood. Their reproductive performance was studied by analysing the gonadal status of teneral adults and by scoring the number of offspring. *Metopolophium dirhodum* was very tolerant to starvation with most surviving (97 %) to adulthood. Generation time was independent of experimental conditions and the time until appearance of the first offspring was not delayed after starvation. During starvation the embryos grew and developed, though to a lesser extent than in control aphids. Adults having been starved during the last larval instar contained a reduced fat body and the fat content of the soma had declined by nearly 50%. Food-deprived larvae were able to compensate for their loss in weight by an increased food uptake after the transfer to a lush plant. Within a week they doubled their weight.

Aphids having been starved during the last larval instar or for the first two days of adulthood produced the same number of offspring in three weeks as control animals. Early experience of nutritional stress is more important in determining reproductive performance than nutritional stress in the last larval instar, as the fecundity of aphids

reared throughout their larval development on a plant of low nutritional quality was significantly lower.

Aphids transferred from a high to a low quality plant showed a high mortality and the same reproductive output as aphids with a constantly low food quality. Thus, fecundity was not always correlated with teneral weight but with host plant condition during larviposition. *Metopolophium dirhodum* was were very flexible to changes in trophogenic conditions both as larvae and as adults. They survive short periods of starvation and are able to respond to an improvement in nutrititional quality after starvation with an increased ovulation rate.

Lipids are important for insects as energy reserve and for reproduction. Therefore, the lipid content during ontogenesis in relation to nutritional quality was analysed. L1- larvae contained 26% lipid/dry weight, L 4-larvae and teneral adults about 38 %. During starvation in the last instar the relative fat content decreased to 31%. Aphids having been reared on a plant of low nutritional quality contained relatively more fat (43%) of the dry weight. The relative fat content of fresh weight, though, was independent of plant condition.

The tolerence of the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* and *Sitobion aveane* to starvation in the first days of adulthood was tested. Aphids of both species survived a two days starvation period without problems. After six days, 60 % of adults of *Sitobion avenae* were alive but only 30% of *Metopolophium dirhodum*. The difference in toleration to starvation cannot be explained by a different lipid content as both species have a similar one (36% and 38%).

V. LITERATUR

Adams, J.B. & van Emden, H.F. (1972)
The biological properties of aphids and their host plant relationships
In: van Emden, H.F. (Hrsg.) Aphid technology, 48-104

Akey, D.H. & Beck, S.D. (1975)
Programmable automated system for continuous rearing of the pea aphid, Acyrthosiphon pisum, on holidic diets
Ent. exp. & appl. 18: 1-16

Arant, F.S. & Jones C.M. (1951)
Influence of lime and nitrogenous fertilizer on the population of greenbugs infesting oats
J. Econ. Ent. 44: 121-122

Archer, T.L., Onken, A.B., Matheson, R.L. & Bynum, E.D. jr (1982)
Nitrogen fertilizer influence on greenbug (Homoptera: Aphididae) dynamics and damage to sorghum
J. Econ. Ent. 75: 695-698

Argandona, V.H., Luza, J.G., Niemeyer, H.M. & Corcuera, L.J. (1980)
Role of hydroxamic acids in the resistance of cereals to aphids
Phytochemistry 19: 1665-1668

Argandona, V.H., Corcuera, L.J., Niemeyer, H.M. & Campbell, B. (1983)
Toxicity and feeding deterrency of hydroxamic acids from gramineae in synthetic diets against the greenbug, Schizaphis graminum
Ent. exp. & appl. 34: 134-138

Auclair, J.A. (1963)
Aphid feeding and nutrition
Ann. rev. of ent. 8: 439-490

Auclair, J.L. (1976)
Feeding and nutrition of the pea aphid, Acyrthosiphon pisum (Harris), with special reference to amino acids
Symp. Biol. Hung. 16: 29-34

Auclair, J.L. & Cartier, J.J. (1963)
Pea aphid: rearing on a chemically defined diet
Science 141: 1068-1069

Auclair, J.L., Maltais, J.B. & Cartier, J.J. (1957)
Factors in resistance of peas to the pea aphid Acyrthosiphon pisum (Harr.) (Homoptera: Aphididae),
II Amino acids
Can. Entomol. 89: 457-464

Azambuja, P.d. Bowers, W.S., Ribeiro, M.C. & Garcia, E.S. (1982)
Antifeedant activity of precocenes and analogs on Rhodnius prolixus.
Experientia 38: 1054-1055

Baran, M. (1971)
Effect of nitrogen manuring on the fertility of the cereal aphids Sitobion avenae (Fabr.) on wheat
Polnohospodárstvo 17: 725-733

Baranyovits, F. (1973)
The increasing problem of aphids in agriculture and horticulture
Outlook on Agriculture 7: 102-108

Barlow, C.A. & Randolph, P.A. (1978)
Quality and quantity of plant sap available to the pea aphid
Ann. Ent. Soc. Am. 71: 46-48

Basedow, T. (1976)
Über das Auftreten der Getreideblattlausarten (Hom., Aphididae) in norddeutschen Weizenanbaugebieten
Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz 49: 9-14

Behr, L. (1974)
Einfluß der Ernährung auf die Krankheitsbereitschaft und den Krankheitsverlauf
In: Klinkowski (Hrsg.), Phytopathologie und Pflanzenschutz,
Akademie Verlag Berlin

Bintcliffe, E.J.B. & Wratten, S.D. (1980)
Resistance in peas to the pea aphid
Ann. appl. Biol. 94: 52-53

Bonnet, C. (1745)
Traité d'insectologie ou observations sur les pucerons.
I. Durand et Cie (Paris)

Bragdon, J.C. & Mittler, T.E. (1963)
Differential Utilization of amino acids by Myzus persicae (Sulzer) fed on artificial diets
Nature 198: 209-210

Briel, G. & Neuhoff. V. (1972)
Microanalysis of amino acids and their determination in biological material using dansylchloride
Hoppe-Seylers Z. Physiol. Chem. 353: 540-545

Bruslé, S. (1962)
Chronologie du developpement embryonnaire des femelles parthénogeniques de Brevicoryne brassicae (Aphididae; Homoptères)
Bull. Soc. Zool. Fr. 87: 396-410

Büning, J. (1985)
Morphology, ultrastructure, and germ cell cluster formation in ovarioles of aphids
J. Morphol. 186: 209-221

Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (1983)
Statistisches Jahrbuch über Ernährung, Landwirtschaft und Forsten der Bundesrepublik Deutschland
Münster-Hiltrup: Landwirtschaftsverlag

Campbell, B., Jones, K. & Dreyer, D. (1986)
Discriminative behavioral responses by aphids to various plant matrix polysaccharides
Ent. exp. & appl. 41: 17-24

Cannon, R.J.C. (1982)
The ecology of the rose-grain aphid Metopolophium dirhodum (Walker) (Hemiptera:Aphididae) in a wheat field ,
Ph.D. Thesis (unveröffentlicht) Cranfield Institute of Technology, U.K. [zitiert von:
Cannon, R.J.C (1984), The development rate of Metopolophium dirhodum (Walker) (Hemiptera:Aphididae) on winter wheat,
Bull. Ent. Res. 74: 33-46]

Carillo, R. & Mellado, M. (1975)
Effecto de los afidos Metopolophium dirhodum (Wlk.) y Sitobion avenae (F.) y del nitrogeno y potasio sobre el rendimento componentes de rendimento y algunas caracteristicas morfologicas de un cultivar de Trigo [Triticum aestivum (L.)]
Agr. Sur. 3(2): 109-116

Carter, N., McLean, I.F.G., Watt, A.D. & Dixon A.F.G. (1980)
Cereal aphids: A case study and review
Applied Biology 5: 271-348

Chambers, R.J. (1979)
Simulation modelling of a sycamore aphid population
Ph. D. Thesis, University of East Anglia, Norwich

Cockbain, A.J. (1961a)
Fuel utilization and duration of tethered flight in Aphis fabae Scop.,
J. exp. Biol 38: 163-174

Cockbain, A.J. (1961b)
Water relationships of Aphis fabae Scop. during tethered flight
J. exp. Biol. 38: 175-180

Couchman, J.R. & King, P.E. (1979)
Germarial structure and oogenesis in Brevicoryne brassicae (L.) (Hemiptera: Aphididae)
Int. J. Insect Morph. & Embryol. 8: 1-10,

Craddock, J.M. & Flood, C.R. (1970)
The distribution of X^2 statistic in small contingency tables
Appl. Statist. 19: 173-181

Cull, D.C. & van Emden, H.F. (1977)
The effect on Aphis fabae of diel changes in their food quality
Phys. Entomology, 2: 109-115

Dadd, R.H. & Mittler, T.E. (1966)
Permanent culture of an aphid on a totally synthetic diet
Experientia 22: 832-833

Daniels, N.E., Wilson, G.C., Clarke, C.S. (1968)
Nitrogen and phosphorus content of greenbugs reared on fertilized wheat
J. Econ. Ent. 61: 1746-1747

Dean, G.J. (1973)
Aphid colonisation of spring cereals,
Ann. appl. Biol. 75: 183-193

Dean, G.J., (1974)
Effect of temperature on the cereal aphids Metopolophium dirhodum (Wlk.), Rhopalosiphum padi (L.) and Macrosiphum avenae (F.) (Hem., Aphididae).
Bull. Ent. Res. 63: 401-409

Dean, G.J. & Luuring, B.B. (1970)
Distribution of aphids in cereal crops
Ann. appl. Biol. 66: 485-495

Dewar, A.M. (1977)
Assessments of methods for testing varietal resistance to aphids in cereals
Ann. appl. Biol. 87: 183-190

Dewar, A.M. (1980)
Rothamsted Report for 1979, pt 1, 17-21

de Wilde, J. (1975)
An endocrine view of metamorphosis, polymorphism and diapause in insects
Amer. Zool. 15(1): 13-27

Dixon, A.F.G. (1963)
Reproductive activity of the sycamore aphid Drepanosiphum platanoides (Schr.) (Hemiptera, Aphididae)
J. Anim. Ecol. 32: 33-48

Dixon, A.F.G. (1970)
Quality and availibility of food for a sycamore aphid population
In: Watson, A. (Hrsg.) Animal Populations in relation to their food resources, 271-287, Blackwell Scientific Publications, Oxford

Dixon, A.F.G. (1975a)
Seasonal changes in fat content, form, state of gonads and length of adult life in the sycamore aphid, Drepanosiphum platanoides (Schr.)
Trans. R. ent. Soc. Lond. 127: 87-99

Dixon, A.F.G. (1975b)
Aphids and Translocation
In: Zimmermann, M.H. & Milburn, J.A. (Hrsg.) Transport in Plants I S. 153-170, Encyclopedia of Plant Physiol. New Series Vol I. Springer Verlag, Berlin

Dixon, A.F.G. (1976a)
Biologie der Blattläuse
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York

Dixon, A.F.G. (1976b)
Reproductive strategies of the alate morphs of the bird cherry-oat aphid Rhopalosiphum padi L.
J. Anim. Ecol. 45: 817-830

Dixon, A.F.G (1985),
Aphid ecology
Blackman, Glasgow and London

Dixon, A.F.G., Chambers, R.J. & Dharma, T.R. (1982)
Factors affecting size in aphids with particular reference to the black bean aphid Aphis fabae
Ent. exp. & appl. 32: 123-128

Dixon, A.F.G. & Dharma, T.R. (1980)
Number of ovarioles and fecundity in the black bean aphid, Aphis fabae
Ent. exp. & appl. 28: 1-14

Dixon, A.F.G. & Wratten, S.D. (1971)
Laboratory studies in aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, Aphis fabae Scop.
Bull. ent. Res. 61: 97-111

Downer, R.G.H. (1981)
Physiological and Environmental Factors in bioenergetics
In: Downer, R.G.H. (Hrsg.) Energy metabolism in insects
Plenum Press, New York, 1-17

Downer, R.G.H. (1985)
Lipid metabolism
In: Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I. (Hrsg.) Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology, Band 10, Biochemistry, 77-114

Dreyer, D.L. & Jones, K.C. (1981)
Feeding deterrency of flavonoids and related phenolics towards Schizaphis graminum and Myzus persicae: aphid feeding deterrents in wheat
Phytochemistry 20: 2489-2493

Eenink, A.H. & Dieleman, F.L. (1982)
Resistance of Lactuca assessions to leaf aphids: Components of resistance and exploitation of wild Lactuca species as sources of resistance, 349-355
in : Visser, J.H. & Minks, A.K. (Hrsg.), Proceedings of the 5th Symposium on Insect-Plant Relationships, 1-4 March 1982, Wageningen, Pudoc

Ehrhardt, P. (1968a)
Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Entwicklung von Säfte saugenden Insekten unter besonderer Berücksichtigung von Symbionten
Z. f. Parasitenkunde 31, 38-66

Ehrhardt, P. (1968b)
Der Nahrungsbedarf einer siebröhrensaugenden Aphide Aulacorthum circumflexum Buckt. und die Bedeutung ihrer intrazellulären Symbionten für die Ernährung
Habilitationsschrift, Bonn, zitiert in Kunkel, 1977

Elliott, H.J. & McDonald, F.J.D. (1976)
Reproduction in a parthenogenetic aphid, Aphis craccivora Koch: embryology, ovarian development and fecundity of apterae and alatae
Aust. J. Zool. 24: 49-63

Erlingson. M. (1983)
Interactions between nitrogen fertilizers and plant pathogens
Vaextskyddsrappt. Jordbruk 22: 110-122

Franz, J.M. (1982)
Hindernisse bei der Verwirklichung des Integrierten Pflanzenschutzes
2. Europ. Entomologen-Kongress, Kiel

Gilbert, L. (1967a)
Changes in lipid content during the reproductive cycle of Leucophaea maderae and effects of the juvenile hormone on lipid metabolism in vitro
Comp. Bioch. Physiol. 21: 237-257

Gilbert, L. (1967b)
Lipid metabolism and function in insects
Adv. Ins. Physiol. 4: 69-204

Grabstein, E. & Scriber, J. (1982)
Host plant utilization by Hyalophora cecropia as affected by prior feeding experience
Ent. exp. & appl. 32: 262-268

Grosch, D.S. (1950)
Starvation studies with the parasitic wasp Habrobracon
Biological Bulletin 99: 65-73

Grüber, K. (1982)
Protein- und Lipidgehalt von Metopolophium dirhodum (Walker) in Beziehung zur Wirtspflanze, dem Winterweizen
Staatsexamensarbeit, Tübingen

Hamilton, M.A. (1930)
Notes on the culturing of insects for virus works
Ann. appl. Biol. 17: 487-492

Hanf, M. (1986)
Pflanzenschutz und Artenschutz - Erhaltung von Arten in einer ökonomischen Landwirtschaft
Deutsche Pflanzenschutztagung, 18-29

Hanisch, H.-Ch. (1980)
Untersuchungen zum Einfluß der N-Düngung und Spritzung von Natriumsilikat zu Weizen auf die Populationsentwicklung von Getreideblattläusen
Dissertation, Gießen

Hardie, J. (1981)
A hormonal basis for the photoperiodic control of polymorphism in aphids.
Ciba Symposium 104, Photoperiodic Regulation of Insect and Molluscan Hormones, London, Pitman, 240 - 258

Hardie, J. (1985)
Starvation-induced oviparae in the black bean aphid, Aphis fabae
Ent. exp. & appl. 38: 287-289

Hardie, J. & Lees, A.D. (1985)
The induction of normal and teratoid viviparae by juvenile hormone and kinoprene in two aphid species.
Physiol. Ent. 10: 65-74

Harper, A.M & Kaldy, M.S. (1978)
Amino acid composition and other nutritional constituents of pea aphids, Acyrthosiphon pisum [Hemiptera (Homoptera): Aphididae] and their hosts, broad beans and alfalfa
Can. Ent. 110: 381-384

Harrewijn, P. (1978)
Host plant factors regulating wing polymorphism in Myzus persicae
Symposium Biologica Hungarica 16: 79-83

Harrewijn, P. & Noordink, J.Ph.W. (1971)
Take perception of Myzus persicae in relation to food uptake and developmental processes
Ent. exp. & appl., 14: 413-419

Helal, M. & Mengel, K. (1968)
Der Einfluß einer variierten N- und K-Ernährung auf den Gehalt an löslichen Aminoverbindungen und auf die Ertragsbildung bei Sommerweizen
Z. für Pflanzenernährung und Bodenkunde 120: 89-98

Henderson, J.F. & Perry, J.N. (1978)
Some factors affecting the build-up of cereal aphid infestations in winter wheat
Ann. appl. Biol. 89: 177-183

Hertel, R. & Kunkel, H. (1976)
Wechselnde Verwertung chemisch differenzierter Nahrung durch Myzus persicae-Larven (Hemiptera, Aphididae)
Zool. Jb. Physiol. 80, 259-266

Hertel, R. & Kunkel, H. (1977)
Einige Faktoren, welche die Honigtauszusammensetzung natürlich wie auch holidisch ernährter Aphidenlarven beeinflussen
Apidologie 8: 427-435

Hinz, B. & Daebeler, F. (1976)
Der Einfluß von Stickstoffdüngung auf die Vermehrung der Großen Getreideblattlaus, Macrosiphum (Sitobion) avenae (F.), auf Winterweizen
Wiss. Zeitschr. d. Univ. Rostock, math.-naturw. Reihe, 25: 653-655

House, H.L. (1965)
Insect nutrition, 769-813
In: Rockstein, M. (Hrsg.) The Physiology of Insects, Bd.II
Academic Press, New York

Hubert-Dahl, M.-L. (1973)
Nahrungswahl und Bedeutung der Nahrungsqualität bei der künstlichen Ernährung von Aphiden
Wiss. Zeitschr. d. Univ. Rostock, math.-naturw. Reihe, 22: 785-797

Jackson L.L. & Armold. M.I. (1977)
Insect lipid analysis
In: Analytical biochemistry of insects (Hrsg. R. Turner)
Elsevier scientific publishing company, New York

Jäger, H.-J. (1975)
Wirkung von SO_2-Begasung auf die Aktivität von Enzymen des Aminosäurestoffwechsels und den Gehalt freier Aminosäuren in unterschiedlich resistenten Pflanzen
Pfl. Krankh. 3: 139-145

Jansson, R.K. & Smilowitz, Z. (1986)
Influence of nitrogen on population parameters of potato insects: abundance, population growth, and within-plant distribution of the green peach aphid, Myzus persicae (Homoptera: Aphididae)
Env. Entomol. 15: 49-55

Jones, C.G., Hoggard, M.P. & Blum, M.S. (1981)
Pattern and process in insect feeding behaviour: a quantitative analysis of the Mexican bean beetle, Epilachna varivestis
Ent. exp. & appl. 30: 254-264

Jones, D., Jones G. & Hammock, B.D. (1981)
Growth parameters associated with endocrine events in larval Trichoplusia ni (Hübner) and timing of these events with developmental markers
J. Insect Physiol. 27: 779-788

Jördens-Röttger, D. (1979)
Behaviour of the black bean aphid Aphis fabae Scop. to chemical stimula caused by leaf surfaces
J. Appl. Ent. 88: 158-166

Jungk. A. (1967)
Einfluß von Ammonium- und Nitratstickstoff auf das Kationen-Anionen-Gleichgewicht in Pflanzen und seine Beziehung zum Ertrag
Landw. Forsch. Sonderheft 21: 50

Kaldy, M.S. & Harper, A.M. (1979)
Nutrient constituents of a grain aphid, Metopolophium dirhodum (Homoptera: Aphididae), and its host, oats
Can. Ent. 111: 787-790

Keeley, L.L. (1985)
Physiology an biochemistry of the fat body
In: Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I. (Hrsg.) Comprehensive insect physiology, biochemistryand pharmacology, Band III, Biochemistry, Pergamon Press, Oxford

Kennedy, J.S. & Mittler, T.E. (1953)
A method for obtaining phloem sap via the mouth-parts of aphids
Nature 171: 528

Kennedy, J.S. & Stroyan, H. (1959)
Biology of Aphids
Ann. rev. of ent. 4: 139-160

Khan, M.A. Koopmanschap, A.B., Privee, H. & de Kort, A.D. (1982)
The mode of regulation of the corpus allatum activity during starvation on adult females of the Colorado potato beetle, Leptinotarsa decemlineata (Say.)
J. Insect Physiol. 28: 791-796

King, P.E. & Hopkins, C.R. (1963)
Length of life of the sexes in Nasonia vitripennis (Walker) (Hymenoptera, Pteromalidae) under conditions of starvation.
Journal of Experimental Biology, 40: 751-761

Klebahn, H. (1894)
Einige Wirkungen der Dürre des Frühjahres 1893
Z. Pflanzenkrankh. 4: 262-266

Kloft, W. & Kunkel, H. (Hrsg.) (1985)
Waldtracht und Waldhonig in der Imkerei. - Herkunft, Gewinnung und Eigenschaften des Waldhonigs
Ehrenwirth-Verlag, München

Kloft, W., Maurizio, A. & Kaeser, W. (1965)
Das Waldhonigbuch
München, 1-218

Kolbe, W. (1969)
Untersuchungen über das Auftreten verschiedener Blattlausarten als Ursache von Ertrags- und Qualitätsminderung im Getreideanbau
Pflanzenschutznachrichten Bayer 22: 177-211

Koritsas, V.M. & Garsed, S.G. (1985)
The effects of nitrogen and sulphur nutrition on the response of Brussels sprout plants to infestation by the aphid Brevicoryne brassicae
Ann. appl. biol. 106: 1-15

Kowalski, R. & Visser, P.E. (1983)
Nitrogen in a crop-pest interaction: cereal aphids 1979
In: Lee, J.A., Mc Neill, S. (Hrsg.), Nitrogen as an ecological factor, 283-300, Blackwell, Oxford

Krauss, W.-D. (1983)
Molekularer Mechanismus der blaulichtabhängigen Sauerstoffaufnahme bei einer gelben und einer weißen Chlorella-Mutante
Dissertation, Tübingen

Kuo-Sell, H.L. (1987)
Saugortpräferenz der Getreideblattläuse in Beziehung zur Zusammensetzung des Phloemsaftes
D. G. a. a. E. Nachrichten 1: 30-31

Kunkel, H. (1977)
Membrane feeding systems in aphid research
In: Harris, K.F., Maramosch, K. (Hrsg.), Aphids as Virus Vectors, 311-350, Academic Press

Leather, S.R., Ward, S.A. & Dixon, A.F.G. (1983),
The effect of nutrient stress on life history parameters of the black bean aphid, Aphis fabae scop,
Oecologia 57: 156-157

Leckstein, P.M. & Llewellyn, M. (1974)
The role of amino acids in diet intake and selection and the utilization of dipeptides by Aphis fabae
J. Insect Physiol. 20: 877-885

Lees, A.D. (1959)
The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid Megoura viciae Buckton.
I. The influence of these factors on apterous virginoparae and their progeny
J. Insect Physiol. 3: 92-117

Lienert, G.A. (1978)
Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik, Band II
Verlag Anton Hain, Meisenheim am Glan

Liquido, N.J. & Irwin, M.E. (1986)
Longevity, fecundity, change in degree of gravidity and lipid content with adult age, and lipid utilisation during tethered flight of alates of the corn leaf aphid, Rhopalosiphum maidis
Ann. appl. Biol. 108: 449-459

Llewellyn, M. & Leckstein, P.M. (1978)
A comparison of energy budgets and growth efficiency for Aphis fabae Scop. reared on synthetic diets with aphids reared on broad beans
Ent. exp. & appl. 23: 66-71

Llewellyn, M. & Qureshi (1978)
The energetics and growth of Aphis fabae Scop. reared on different parts of the broad bean plant (Vicia faba)
Ent. exp. & appl. 23: 26-39

Lowe, H.J.B. (1974)
Testing sugar beet for aphid-resistance in the glasshouse: a method and some limiting factors
Z. ang. Ent. 76: 311-321

Lowe, H.J.B. (1985)
Aphid larviposition with and without host plants
Ent. exp. & appl. 38: 291-292

Mackauer, M. (1973)
Host selection and host suitability in Aphidius smithi
In: Lowe, A.D. (Hrsg.), Perspectives in Aphid Biology
Bull. Ent. Soc. N.Z. 2: 20-29

Macquart, M. (1831)
Sur un puceron de blé
Annls. sci. nat. 1831: 468

Maltais, J.B. & Auclair, J.L. (1962)
Free amino acid and amide composition of pea leaf juice, pea aphid haemolymph, and honeydew, following the rearing of aphids on single pea leaves treated with amino compounds
J. Insect Physiol. 8: 391-399

Martin, J.S. (1969)
Lipid composition of fat body and its contribution to the maturing oocytes in Pyrrhocoris apterus
J. Insect Physiol. 15: 1025-1045

Mattson, W.J. jr. (1980)
Herbivory in relation to plant nitrogen content
Ann. rev. ecol. syst. 11: 119-161

McNeill, S. & Southwood, T.R.E. (1978)
The role of nitrogen in the development of insect plant relationships
In: Harborne, J.B. (Hrsg.) Biochemical aspects of plant and animal coevolution, Academic Press, London, 77-98

Mentink, P.J.M., Kimmins, P. Harrewijn, P. Dieleman, F.L., Tjallingii, W.F., van Rheenen, B., & Eenink, A.H. (1984)
Electical penetration graphs combined with stylet cutting in the study of host plant resistance to aphids
Ent. exp. & appl. 36: 210-213

Mittler, T.E. (1958a)
Studies on the feeding and nutrition of Tuberolachnus salignus (Gmelin) (Homoptera, Aphididae)
II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew
J. Exptl. Biol. 35: 74-84

Mittler, T.E. (1958b)
Studies on the feeding and nutrition of Tuberolachnus salignus (Gmelin) (Homoptera, Aphididae)
III. The nitrogen economy
J. Exptl. Biol. 35: 626 - 638

Mittler, T.E. (1967)
Effect of amino acid and sugar concentrations on the food uptake of the aphid Myzus persicae
Ent. exp. & appl. 10: 39-51

Mittler, T.E. (1971)
Dietary amino acid requirements of the aphid Myzus persicae affected by antibiotic uptake
J. of Nutrition 101: 1023-1028

Mittler, T.E. & Dadd, R.H. (1962)
Artificial feeding and rearing of the aphid Myzus persicae (Sulzer) on a completely defined synthetic diet
Nature 195: 404

Mittler, T.E. & Kleinjan (1970)
Effect of artificial diet composition on wing-production by the aphid Myzus persicae
J. Insect Physiol. 16: 833-850

Mittler, T.E. & Koski, P. (1976)
Development of meridic and oligidic diets for rearing the aphid Myzus persicae
J. Insect Physiol. 22: 1135-1141

Moon, M.S. (1967)
Phagostimulation of a monophagous aphid
Oikos 18: 96-101

Morvan, Y. (1987)
Untersuchungen zur Resistenz von Vicia faba (L.) Sorten gegenüber Aphis fabae (Scop.)
Dissertation, Hannover

Murdie, G. (1969)
The biological consequences of decreased size variation in the pea aphid, Acyrthosiphon pisum Harris
Trans. R. ent. Soc. Lond. 121: 423-442

Nault, L.R. & Styer, W.E. (1972)
Effects of sinigrin on host selection by aphids
Ent. exp. & appl. 15: 423-437

Nijhout, H.F. (1975)
A threshold size for metamorphosis in the tobacco horn worm Manduca sexta (L.)
Biol. Bull. 149: 214-225

Nijhout, H.F. (1979)
Stretch induced moulting in Oncopeltus fasciatus
J. Insect Physiol. 25: 277-281

Nijhout, H.F. & Wheeler, D.E. (1982)
Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms
Quart. Rev. Biol. 57: 109-133

Noble, M.D. (1958)
A simplified cage for aphid investigations
Can. Ent. 90: 760

Oseto, C.Y. & Helms, T.J. (1971)
Embryonic and post-parturienic reproductive system development in Schizaphis graminium (Hemiptera, Homoptera: Aphididae)
Ann. Ent. Soc. Am. 64: 603-609

Osmers, K. (1979)
Laboruntersuchungen zum Einfluß herbizidinduzierter Veränderungen von Getreide auf Macrosiphum avenae F. und Metopolophium dirhodum Wlk.
Dissertation, Göttingen

Peel, A.J. (1975)
Investigation with aphid stylets into the physiology of the sieve tube
In: Zimmermann, M.H. & Milburn, J.A. (Hrsg.) Transport in Plants I S. 171-195, Encyclopedia of Plant Physiol. New Series Vol I. Springer Verlag, Berlin

Pfretzschner, K. (1982)
Das Aminosäuremuster bei Triticum aestivum, L., vergleichende Untersuchung des Aminsosäuremusters bei biologischem und konventionellem Anbau
Zulassungsarbeit, Tübingen

Pipa, R.L. (1982)
Neural influence on corpus allatum activity and egg maturation in starved virgin Periplenata americana
Physiol. Ent. 7: 449-455

Prestidge, R.A. & McNeill, S. (1983)
The role of nitrogen in the ecology of grassland auchenorrhyncha
In: Lee, J.A., McNeill, S. (Hrsg.), Nitrogen as an ecological factor, 257-281, Blackwell Oxford

Randolph, P.A., Randolph, J.C. & Barlow, C.A. (1975)
Age-specific energetics of the pea aphid Acyrthosiphon pisum
Ecology, 56: 359-69

Retnakaran, A. & Beck S.D., (1968)
Amino acid requirements and sulfur amino acid metabolism in the pea aphid, Acyrthosiphon pisum (Harris)
Comp. Biochem. Physiol. 24: 611-619

Rose, W.C., Oesterling, M.J. & Womack, M. (1948)
Comparative growth on diets containg ten and nineteen amino acids, with further observations upon the role of glutamic and aspartic acids.
J. Biol. Chem. 176: 753-762

Sachs, L. (1974)
Angewandte Statistik
Springer, Heidelberg

Safe, A.I. (1980)
Ernährungsphysiologische Untersuchungen über Entwicklung und Reproduktion von drei Aphidenarten (Acyrthosiphon pisum, Aulacorthum circumflexum und Aphis craccivora an exakt definierten Mangeldiäten unterschiedlicher Zusammensetzung, als Beitrag zu einer ökologisch orientierten Unterdrückung schädlicher Arten
Dissertation, Bonn

Sagenmüller, A. (1977)
Untersuchungen über den Einfluß systemischer Fungizide auf die Getreideblattläuse Metopolophium dirhodum Walk. und Sitobion avenae (F.).
Dissertation, Gießen

Schaefer, G., Bent, G. & Cannon, R. (1979)
The green invasion
New Scientist 83: 440-441

Scheffer, F. & Lorenz.H. (1968)
Pool-Aminosäuren während des Wachstums und der Entwicklung einiger Weizensorten.
I. Pool-Aminosäuren in keimenden Samen,
in Blättern, mehrerer Entwicklungsstadien sowie im wachsenden und reifenden Korn
Phytochemistry 7: 1279-1288

Schönbeck, F. & Saur, R. (1976)
Untersuchungen über den Einfluß von Stickstoff und Ethirimol auf den Befall von Gerste durch Helminthosporium sativum
Z. Pflanzenkrankh. 83: 519-528

Schütte, F. (1979)
Anwendung integrierter Pflanzenschutzmaßnahmen in Weizenkulturen
Proc. des Internationalen Symposiums "Integrierter Pflanzenschutz in Land- und Forstwirtschaft"

Slansky, J.R. & Scriber, J.M. (1985)
Food consumption and utilization
In: Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I. (Hrsg.) Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology, Band 4, Pergamon Press, Oxford

Smith, J.D. (1948)
Symbiotic microorganisms of aphids and fixation of atmospheric nitrogen
Nature 162: 930-931

Sotherton, N.W. & van Emden, H.F. (1982)
Laboratory assessment of resistance to the aphids Sitobion avenae and Metopolophium dirhodum in three Triticum species and two modern wheat cultivars
Ann. appl. Biol. 101: 99-107

Spiller, N.J. & Llewellyn, M. (1986)
A comparison of the level of resistance in diploid Triticum monococcum and hexaploid Triticum aestivum wheat seedlings to the aphids Metopolophium dirhodum and Rhopalosiphum padi
Ann. appl. Biol. 109: 174-177

Spiller, N.J. & Llewellyn, M. (1987)
Honeydew production and sap ingestion by the cereal aphids Rhopalosiphum padi and Metopolophium dirhodum on seedlings of resistant and susceptible wheat species
Ann. appl. Biol. 110: 585-590

Srivastava, P.N. & Auclair, J.L. (1971)
Influence of sucrose concentration on diet uptake and performance by the pea aphid, Acyrthosiphon pisum
Ann. ent. Soc. Am. 64: 739-743

Srivastava, P.N & Auclair, J.L. (1975)
Role of single amino acids in phagostimulation, growth, and survival of Acyrthosiphon pisum
J. Insect Physiol. 21: 1865-1871

Srivastava, P.N., Auclair, J.L. & Srivastava, U. (1983)
Effect of non-essential amino acids on phagostimulation and maintenance of the pea aphid Acyrthosiphon pisum
Can. J. Zool. 61: 2225-2229

Stevenson, E. (1972)
Haemolymph lipids and fat body lipases of the southern armyworm moth
J. Insect Physiol. 18: 1751-1756

Storey, K & Bailey, E (1978)
Intracellular distribution of enzymes associated with lipogenesis amd gluceogenesis in fat body of the adult cockroach Periplenata
Insect Biochem. 8, 125-131

Strong F. (1963)
Studies on lipids in some homopterous insects,
Hilgardia 34: 43-61

Strong, F.E. & Sakamoto, S.S. (1963)
Some amino acids requirements of the green peach aphid Myzus persicae (Sulzer), determined with glucose-U-^{14}C
J. Insect Physiol. 9: 875-879

Strümpel, H. (1983)
Homoptera (Pflanzensauger) in Handbuch der Zoologie, Bd IV Arthropoda: Insecta
Walter de Gruyter, Berlin

Taylor, L.R. (1975)
Longevity, fecundity and size; control of reproductive potential in a polymorphic migrant Aphis fabae Scop.
J. Anim. Ecol. 44: 135-159

Thompson, K.F. (1963)
Resistance to the cabbage aphid (Brevicoryne brassicae) in Brassica plants
Nature 198: 209

Thornback, N. (1983)
The factors determining the abundance of Metopolophium dirhodum (Walk.), the rose grain aphid
Ph. D. thesis, University of East Anglia, Norwich

Timon-David, J. (1930)
Recherches sur les matières grasses des insectes
Ann. Fac. Sci. Marseille (2) 4: 29-207

Tóth, L., Wolksky, A. & Báton, M. (1942)
Stickstoffbindung aus der Luft bei den Aphiden und bei den Homopteren (Rhynchota, Insecta)
Z. vergl. Physiol. 30: 67-73

Uichanco, L.B. (1924)
Studies on the embryology and postnatal development of the Aphididae with special reference to the history of the "symbiotic organ" or "mycetome"
Philipp. J. Sci. 24: 153-247

van Emden, H.F. (1966)
Studies on the relations of insect and host plant
III. A comparison of the reproduction of Brevicoryne brassicae and Myzus persicae (Hemiptera: Aphididae) on brussels sprout plants supplied with different rates of nitrogen and potassium
Ent. exp. & appl. 9: 444-460

van Emden, H.F. (1969)
Plant resistance to Myzus persicae induced by a plant regulator and measured by aphid relative growth rate.
Ent. exp. & appl. 12: 125-131

van Emden, H.F.(1973)
Aphid host plant relationships
In: Lowe, A.D. (Hrsg.), Perspectives in aphid biology
Bull. Ent. Soc. N.Z. 2: 54

van Emden, H.F. (1977a)
Failure of the aphid, Myzus persicae, to compensate for poor diet during early growth
Physiol. Entomol. 2: 53-58

van Emden, H.F. (1977b)
The differing reactions of Brevicoryne and Myzus to leaf age, turgidity and soluble nitrogen in brassicas
Ann. Appl. Biol. 100: 324-326

van Emden, H.F. & Bashford, M.A. (1969)
A comparison of the reproduction of Brevicoryne brassicae and Myzus persicae in relation to soluble nitrogen and concentration and leaf age (leaf position) in the brussels sprout plant
Ent. exp. & appl. 12, 351-364

van Emden, H.F & Bashford, M.A. (1971)
The performance of Brevicoryne brassicae and Myzus persicae in relation to plant age and leaf amino acids
Ent. exp. & appl. 14: 349-360

van Emden, H.F. & Bashford, M.A. (1976)
The effect of leaf excision on the performace of Myzus persicae and Brevicoryne brassicae in relation to the nutrient treatment of the plants
Phys. Entomol. 1: 67-71

van Emden, H.F. & Wearing. C.H. (1965)
The role of the aphid host plant in delaying economic damage level in crops
Ann. appl. Biol. 56: 323-324

van Handel, E. & Lum., P. (1961)
Sex as regulator of triglyceride metabolism in the mosquito,
Science 134: 1979-1980

Vereijken, P.H. (1979)
Feeding and multiplication of three cereal aphid species and their effect on yield of winter wheat.
Dissertation, Wageningen

Vickerman, G.P. & Wratten S.D. (1979)
The biology and pest status of cereal aphids (Hemiptera, Aphididae) in Europe: a review.
Bull. ent. Res. 69: 1-32

von Dehn, M. (1961)
Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der Aphiden. Die Aminosäuren und Zucker im Siebröhrensaft einiger Krautgewächsarten und im Honigtau ihrer Schmarotzer
Z. vergl. Phys. 45: 88-108

Walters, K.F.A. & Dixon, A.F.G. (1983)
Migratory urge and reproductive investment in aphids: Variation within clones
Oecologia 58: 70-75

Ward S.A. & Dixon, A.F.G. (1982)
Selective resorption of aphid embryos and habitat changes relative to life-span;
J. of Animal. Ecol. 51: 859-864

Watt, A.D. (1979)
The effect of cereal growth stages on the reproductive activity of Sitobion aveane and Metopolophium dirhodum
Ann. appl. Biol. 91: 147-157

Weber, U. (1982)
Laboruntersuchung zur Wirtseignung von Mais für die Bleiche Getreidelaus Metopolophium dirhodum (Walk.)
Diplomarbeit, Göttingen

Wellings, P.W., Leather, S.R. & Dixon, A.F.G. (1980)
Seasonal variation in reproductive potential: a programmed feature of aphid life cycles
J. of Animal. Ecol., 49: 975-985

Wellings, P.W. & Dixon, A.F.G. (1983),
Physiological constraints on the reproductive activity of the sycamore aphid: the effect of developmental experience,
Ent. exp. & appl. 34: 227-232

Wiktelius, S. & Chiverton, P.A. (1985)
Ovariole number and fecundity for the two emigrating generations of the bird cherry-oat aphid (Rhopalosiphum padi) in Sweden
Ecol. Entomol. 10: 349-355

Williams, R.J.B. (1969)
The rapid determination of nitrate in crops, soils, drainage, and rainwater by a simple field method using diphenylamine or diphenylbenzidine with glass fibre paper
Chemistry and Industry, 1735-1736

Wimer, L.T. & Lumb, R.H. (1967)
Lipid composition of the developing larval far body of Phormia regina
J. Insect Physiol. 8: 889-898

Wipperfürth, T. (1983)
Klee als Untersaat im Winterweizen: Eine Methode zur biologischen Kontrolle der Getreideblattläuse
Dissertation, Tübingen

Wyatt, I.J. & White, P.F. (1977)
Simple estimation of intrinsic increasing rates for aphids and tetranychid mites
J. appl. Ecol. 14: 757-766

Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, F. (1974)
A decimal code for the growth stages of cereals
Weed research 14: 415-421

Ziegler, H. (1975)
Nature of transported substances
In: Zimmermann, M.H. & Milburn, J.A. (Hrsg.) Transport in Plants I S. 59-100, Encyclopedia of Plant Physiol. New Series Vol I. Springer Verlag, Berlin

Zimmermann, M.H. (1960)
Transport in the phloem
Ann. rev. Plant Physiol. 11: 167-190

Meine akademischen Lehrer waren:

D. Ammermann, F.W.Bentrup, P. Blanz, D.Bunke, K.Dobat, W.Engels, H.D. Frey , K.G. Grell, J. Gelinek, B. Haas, A. Hager, M. Hanack, U. Kunze, P.Lange, E. Lindner, O. Löhr, U. Kunze, I.-P. Lorenz, K.Mayer, W.-E. Mayer, H. Metzner, W. Nakel, H. Naumer , F. Jüttner, F. Oberwinkler, G. Pausewang, H. Pommer, W. Rähle, H. Schenk, F. Seelig, G. Staudt, H. Stegmann, H. Steiner, H. Stransky, H. Straub, H. Suhr, W. Wenk, K. Wöhrmann, K.-P. Zeller

LEBENSLAUF

Name	Katrin Martina Christiane Grüber
Geburtstag	20.11.1957
Geburtsort	Frankfurt/Main
Eltern	Gerda Grüber, geb. Ladwig Dr. Hans-Rolf Grüber
Schulausbildung	
1963-1967	Grundschule, Hamburg
1967-1969	Elise Averdieck-Schule, Hamburg
1969-1976	Gymnasium Stuttgart-Weilimdorf
Studium	
1976-1982	Studium der Biologie und Chemie für das Lehramt an Gymnasien in Tübingen
1982	Zulassungsarbeit am Lehrstuhl Entwicklungsphysiologie unter Anleitung von Prof. W. Engels
seit 1983	Doktorandin am Lehrstuhl für Entwicklungsphysiologie bei Prof. Dr. W. Engels
1985-1986	neunmonatiger Auslandsaufenthalt an der University of East Anglia, Norwich, Großbritannien